

Untersuchungen zum Wachstum und Gaswechsel von Weizenbeständen unter
globalen Klimaveränderungen unter besonderer Berücksichtigung von
Veränderungen der atmosphärischen CO₂-Konzentrationen und des
Bodenwasserhaushalts

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung des Doktorgrades
an den Naturwissenschaftlichen Fachbereichen
(Biologie)
der Justus-Liebig-Universität-Gießen

vorgelegt von
Michael Schütz

Gießen, im Februar 2002

D26

Dekan: Prof. Dr. Jürgen Janek

1. Berichterstatter: Prof. Dr. Dr. hc. Hans-Jürgen Jäger
2. Berichterstatter: Prof. Dr. Andreas Fangmeier

Inhaltsverzeichnis

1	Einleitung	1
1.1	Fragestellung	7
2	Material und Methoden	9
2.1	Pflanzen	9
2.2	Behandlungen	13
2.3	Bewässerung und Bestimmung des Bodenwassers	15
2.3.1	Bewässerung	15
2.3.2	Bestimmung des Bodenwassers	15
2.4	Ernten	18
2.4.1	Wassernutzungseffizienz der Biomasseproduktion	19
2.5	Wirkungserhebungen	20
2.5.1	Temperaturmessungen	20
2.5.1.1	Lufttemperatur	20
2.5.1.2	Bodentemperatur	20
2.5.2	Bestimmung des Chlorophyll-a-Gehaltes	20
2.5.3	Lichtinterzeption	21
2.5.3.1	Messungen im Jahr 1998	21
2.5.3.2	Messungen im Jahr 1999	21
2.5.4	Wachstumsstadien	22
2.5.5	Senescente Blattfläche	22
2.6	Gaswechsellmessungen an Weizenblättern	22
2.7	EDV und Statistik	25
3	Ergebnisse	27
3.1	Klima	27
3.2	CO ₂ -Exposition	32
3.3	Bodenwasser	35
3.4	Phänologie	38
3.5	Nicht destruktive Erhebungen zur Bestandesentwicklung	41
3.5.1	Lichtinterzeption	41
3.5.2	Blattflächenindex	44
3.5.3	SPAD-Messungen	48
3.5.4	Senescente Blattfläche	51
3.6	Ernten	53
3.6.1	Gesamte oberirdische Biomasse	53
3.6.2	Fraktionierte Biomassebestimmung	55
3.6.2.1	Sproßbiomasse	55
3.6.2.2	Anzahl der Seitentriebe	58
3.6.2.3	Grüne und senescente Blattbiomasse	59
3.6.2.4	Blattzahl, durchschnittliche Fläche je Blatt und spezifische Blattfläche	61
3.6.3	Ährenbiomasse	64
3.7	Ertragsdaten bei der Endernte	69
3.7.1	Kornertrag	69
3.7.2	Kornzahl	72
3.7.2.1	Ährenzahl pro Pflanze	74
3.7.2.2	Kornzahl pro Ähre	75
3.7.3	Tausend-Korn-Gewicht	76

3.7.4	Ernteindex	79
3.8	Gaswechselfmessungen	81
3.8.1	Photosynthesemessungen	81
3.8.2	A/c _i -Kurven	91
3.9	Wassernutzungseffizienz der Biomasseproduktion	94
4	Diskussion	97
4.1	Allgemeine Anmerkungen	97
4.2	Diskussion der nicht destruktiven Erhebungen	98
4.2.1	Phänologie	98
4.2.2	Lichtinterzeption	99
4.2.3	SPAD-Messungen	100
4.2.4	Seneszenz Blattfläche	101
4.3	Diskussion der destruktiven Ernteergebnisse	101
4.3.1	Anzahl der Seitentriebe	101
4.3.2	Grüne Blätter	103
4.3.2.1	Blattflächenindex, Anzahl grüne Blätter und Fläche je Blatt	103
4.3.2.2	Spezifische Blattfläche	104
4.3.3	Gesamte oberirdische Biomasse und Ertrag	106
4.3.4	Kornzahl	108
4.3.4.1	Ährenzahl pro Pflanze und Kornzahl pro Ähre	109
4.3.5	Tausend-Korn-Gewicht	112
4.3.6	Ernteindex	114
4.4	Einfluß der verschiedenen Behandlungen auf den Blattgaswechsel	115
4.4.1	Photosynthesemessungen	115
4.4.2	A/c _i -Kurven	118
5	Zusammenfassung	121
6	Literaturverzeichnis	124

1 Einleitung

Wasserdampf, Kohlendioxid, Methan und Distickstoffoxid kommt eine entscheidende Bedeutung für die Klimaregulation der Erde zu. Diese natürlich vorkommenden Gase, welche zusammengenommen nicht einmal 1 % der Erdatmosphäre bilden, absorbieren etwa 90 % der von der Erde abgegebenen Infrarotstrahlung. Die führt zu einer Erwärmung der Lufthülle, dem sogenannten natürlichen Treibhauseffekt. Hierdurch ist die mittlere globale Temperatur um 33 °C höher, als es dem Strahlungseintrag entsprechend der Entfernung zwischen Sonne und Erde entspricht, und Leben in seiner bekannten Form ist überhaupt erst möglich (Schneider, 1989). Während das Vorkommen an Wasserdampf nicht direkt durch menschliche Aktivitäten bedingt ist, werden die Konzentrationen der anderen natürlichen Treibhausgase durch menschliche Aktivitäten erhöht, was den sogenannten anthropogen bedingten Treibhauseffekt zur Folge hat. Außerdem werden nicht natürlich vorkommende aber ebenfalls klimarelevante Gase wie die Chlorfluorkohlenstoffe (CFC-11 und CFC-12) freigesetzt. Dies wird direkte und indirekte Folgen für das pflanzliche und tierische Leben auf der Erde haben. Eine ganz entscheidende Bedeutung fällt dem Kohlendioxid zu, welches allein für ungefähr 60 % des anthropogenen Treibhauseffektes verantwortlich gemacht wird (<http://www.unfccc.int/resource/iuchit/infokger.pdf>). Die Zunahme des Kohlendioxids in der Atmosphäre seit Beginn der industriellen Revolution ist größtenteils verursacht durch die Verbrennung fossiler Energieträger sowie die Landnutzungsänderung, die das Abholzen von Wäldern und das Verbrennen von Biomasse einschließt (Wuebbles et al., 1999). In den letzten einhundert Jahren ist ein Anstieg um fast 30% beobachtet worden und eine Verdopplung der heutigen CO₂-Konzentration (1999: 368,37 ppmv; Mauna Loa, Hawaii) auf 700 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ in den nächsten 80 Jahren wird erwartet (Ciborowski, 1989; Keeling und Whorf, 2000). Es kann davon ausgegangen werden, daß diese Zunahme weltweit gleichmäßig auftreten wird, im Gegensatz zu Änderungen anderer Umweltfaktoren, wie zum Beispiel der Lufttemperatur (Ward und Strain, 1999). Erdgeschichtlich betrachtet ist die gegenwärtige CO₂-Konzentration bei Betrachtung der letzten 100000 Jahre hoch, jedoch niedrig, wenn die letzten 100 Millionen Jahre als Maßstab dienen. Unzweifelhaft muß jedoch in jedem Fall die gegenwärtige Rate der CO₂-Erhöhung als beispiellos gelten (Amthor, 1995).

Die durchschnittliche globale Lufttemperatur hat sich im zwanzigsten Jahrhundert um $0,6 \pm 0,2$ °C erhöht und ausgehend von neuesten Modellberechnungen wird eine weitere Erwärmung um bis zu 5,8 °C bezogen auf 1990 bis zum Jahr 2100 vorhergesagt (IPCC, 2001). Dabei wird von einer Verschiebung der Klimazonen um 100 Meilen (1 Meile = 1,609 Kilometer) bei einer Temperaturzunahme um 1°C ausgegangen (Abrahamson, 1989). Neueste Daten bzw. Modelle zur erwarteten Temperaturerhöhung gibt es auf der Internetseite des IPCC (<http://www.ipcc.ch>). Eine

positive Korrelation zwischen der Temperatur und der atmosphärischen Konzentration an Kohlendioxid konnte für die letzten 220000 Jahre aufgezeigt werden (Woodwell et al., 1998).

Neben der Temperatur wird es auch noch andere Beeinflussungen durch ansteigende CO₂-Konzentrationen geben, welche mit Klimamodellen kalkuliert werden sollen. Wetherald und Manabe (1999) prognostizieren eine Reduktion der Bodenfeuchte im südlichen Nord-Amerika für nahezu das ganze Jahr als Folge globaler Erwärmung. Ähnliches gilt für Zentral-Asien und den Mittelmeerraum. Für die höheren Breiten in Nord-Amerika, Europa sowie Eurasien wird dagegen ein höherer durchschnittlicher Jahresniederschlag erwartet, da aufgrund der wärmeren Atmosphäre mehr Wasserdampf polwärts transportiert wird. Hennessy et al. (1997) erwarten aufgrund ihrer Simulationen weltweit eine Zunahme der durchschnittlichen Niederschläge um 10%, wobei für mittlere Breiten weniger feuchte Tage und für höhere Breiten mehr feuchte Tage simuliert wurden.

Desweiteren gilt ein Anstieg des Meeresspiegels als sicher. Laut Najjar et al. (2000) muß für den US-Staat Delaware davon ausgegangen werden, daß 91 km², das heißt 1,6% der Fläche, bis zum Ende dieses Jahrhunderts durch die ansteigende See überschwemmt werden. Global betrachtet gehen neueste Modellberechnungen von einer Erhöhung des Meeresspiegels um bis zu 0,88 Meter aus (IPCC, 2001).

Es ist allerdings immer zu berücksichtigen, daß es wegen der hohen Komplexität der Zusammenhänge zwischen den Emissionen der Treibhausgase und dem Klima äußerst schwierig ist, definitive Aussagen über mögliche Ausmaße einer Klimaänderung zu machen (Wuebbles et al., 1999), und getroffene Vorhersagen mit einer Restunsicherheit behaftet sind.

CO₂ und Pflanzen

Das Kohlendioxid in der Atmosphäre ist für Pflanzen die Kohlenstoffquelle schlechthin. Bei ansonsten nicht limitierenden Bedingungen kann die Photosynthese von C₃-Pflanzen durch erhöhtes CO₂ gesteigert werden (Bazzaz, 1990), da die heutigen Konzentrationen an CO₂ limitierend wirken (Mooney und Koch, 1994). So kann im allgemeinen eine Wachstumszunahme und eine Steigerung der Biomasse unter erhöhtem CO₂ festgestellt werden (Amthor, 1995). Dieser CO₂-Düngungseffekt wird in Gewächshäusern genutzt. So wurde zum Beispiel in den 80er Jahren in Norwegen auf 75% der Gewächshausfläche mit erhöhtem CO₂ gearbeitet (Mortensen, 1987). Für eine verdoppelte CO₂-Konzentration geben Kimball et al. (1993) bezüglich des Pflanzenwachstums und des Ertrages eine Steigerung von über 30% als typisch an. Dabei sollte jedoch nicht die Varianz solcher Werte unbeachtet bleiben. So beschrieben Bender et al. (1999) für das ESPACE-Weizen-Projekt bei CO₂-Verdopplung eine Ertragssteigerung von durchschnittlich 35%. Dabei lagen aber die in den verschiedenen Ländern Europas gewonnenen Daten im Bereich einer Förderung von 11% bis 121%. Oftmals wurde auch ein nicht-lineares

Verhalten der Photosynthese gegenüber erhöhten CO_2 -Konzentrationen beobachtet (Luo et al., 1998). So nimmt die Reaktion der Photosynthese bei CO_2 -Erhöhung ab, und ab einem gewissen Zeitpunkt hat eine weitere Erhöhung keinerlei positiven Effekt mehr (Körner, 1995). In diesem Zusammenhang ist auch zu berücksichtigen, daß die Produktion der Vegetation nicht nur durch einen Faktor bestimmt wird, sondern viele Umgebungsfaktoren wie z.B. Bewässerung, Strahlung, oder Temperatur sowie die Bodenfaktoren mit der CO_2 -Konzentration zusammen einen Einfluß ausüben (Lawlor und Mitchell, 1991). Beim Vergleich von Experimenten müssen somit immer auch die Umgebungsfaktoren berücksichtigt werden.

Die Auswirkungen erhöhter CO_2 -Konzentrationen auf Pflanzen sind in erster Linie als Folge der gesteigerten Photosynthese zu sehen (Enoch und Zieslin, 1988). So kommt der zusätzliche Kohlenstoffgewinn der Pflanze durch die gesteigerte Photosyntheseleistung zustande. Dabei bewirkt erhöhtes CO_2 eine Steigerung der Photosynthese in weit stärkerem Maße in C_3 - als in C_4 -Pflanzen (Rogers und Dahlman, 1993). In C_3 -Pflanzen arbeitet die Rubisco (Ribulose-1,5-bisphosphat-Carboxylase/Oxygenase) unter dem $K_m(\text{CO}_2)$ (K_m =Michaelis-Konstante) und ist durch Sauerstoff gehemmt (Bowes, 1991). Durch das Mehr an Kohlendioxid steigt das Verhältnis von CO_2 zu O_2 im Blatt an, was die Carboxylierung der Rubisco erhöht, aber gleichzeitig die Oxygenierung des Enzyms (Photorespiration) verringert (Percy et al., 1987). Da C_4 -Pflanzen eine effektive Erhöhung der CO_2 -Konzentration an der Rubisco betreiben, welche die Photorespiration unterdrückt, sind Pflanzen mit diesem Fixierungsweg in weitaus geringerem Maße durch erhöhtes CO_2 beeinflusst (Poorter, 1993). Deshalb kann bei C_3 -Pflanzen eine Steigerung der Photosynthese über eine Spanne der CO_2 -Zunahme von mehreren hundert ppm beobachtet werden, wohingegen für C_4 -Pflanzen schon eine geringe Erhöhung einen Sättigungszustand hervorruft (Rogers et al., 1994).

Bei Versuchen, in denen Pflanzen nicht nur kurzfristig, sondern über einen längeren Zeitraum erhöhtem CO_2 ausgesetzt waren, konnte eine Akklimation der Photosynthese an die höhere Konzentration beobachtet werden. Dabei wird üblicherweise von positiver Akklimation gesprochen, wenn die Photosynthese in einer vorgegebenen CO_2 -Konzentration gefördert wird und von negativer Akklimation, wenn die Photosynthese bei langfristig erhöhtem CO_2 reduziert ist. Dies zeigt die Wichtigkeit, zwischen kurz- und langfristigen Reaktionen der Pflanzen zu differenzieren. Die erhöhte CO_2 -Konzentration in der Atmosphäre verursacht ein Ungleichgewicht im Photosyntheseapparat. So steigt der Verbrauch an Ribulose-1,5-bisphosphat im Verhältnis zur RuBP Produktion, was letztendlich in einem Übermaß an Rubisco-Kapazität und einer Limitierung eines Schrittes der RuBP Produktion mündet (Von Caemmerer und Farquhar, 1984; Sage et al., 1990; Long und Drake, 1992). Bei der Akklimation der Pflanzen an

erhöhtes CO₂ erfolgt in der Pflanze eine Umverteilung der Ressourcen zugunsten der RuBP und P_i regenerierenden Prozesse und auf Kosten der Investitionen in die Rubisco (Sage, 1994).

Die Wachstumsbedingungen scheinen mit die wichtigsten Faktoren für die Beeinflussung der A/c_i-Kurven durch erhöhte CO₂-Konzentrationen zu sein (Sage, 1994). So wurde bei Betrachtung zahlreicher Studien deutlich, daß Pflanzen, die unter einer reduzierten Nährstoffaufnahme litten oder in kleinen Gefäßen (< 5 Liter) wuchsen, eine negative Akklimation, also eine reduzierte Photosynthese bei vorgegebenem c_i zeigten, wohingegen bei ausreichender Versorgung mit Nährstoffen sowie großen Töpfen bzw. im Feld die Photosynthese erhöht oder allenfalls geringfügig erniedrigt war (Sage, 1994). Als Ursache für die Hemmung der Photosynthese in kleinen Töpfen und bei geringem Nährstoffangebot gilt eine geringere Kapazität der Senken und der dadurch entstehende Rückstau von Kohlenhydraten (DeLucia et al., 1985; Arp, 1991). Diese Akkumulation von Kohlenhydraten konnte generell in Pflanzen bei Nährstoffmangel und in kleinen Gefäßen festgestellt werden (Medina, 1971; Robbins und Pharr, 1988). So beeinflußt die Topfgröße die Senkenkapazität dergestalt, daß das Wurzelwachstum eingeschränkt ist (Arp, 1991), wohingegen in Feldern die Pflanzen mit uneingeschränktem Wurzelwachstum größere Senken schaffen können (Ziska et al., 1990). Arp (1991) konnte zeigen, daß in Pflanzen, die unter erhöhtem CO₂ wuchsen, das Wurzel/Sproß-Verhältnis erhöht war gegenüber Pflanzen, die in Umgebungs-CO₂ wuchsen, wenn große Topfvolumina vorlagen. In kleinen Töpfen dagegen war das Wurzel/Sproß-Verhältnis erniedrigt, was auf eine Behinderung des Wurzelwachstums unter erhöhtem CO₂ hindeutet.

DeLucia et al. (1985) beobachteten in Blättern von Baumwollpflanzen erhöhte Konzentrationen an Stärke und sahen darin eine mögliche Ursache für die Abnahme der Photosynthese durch eine "feedback-Hemmung". Anhäufungen von Kohlenhydraten in Blättern sind jedoch nicht in jedem Fall mit Hemmungen der Photosynthese verbunden (Goldschmidt und Huber, 1992). Unter erhöhtem CO₂ können -wie bereits erwähnt- auch noch andere Faktoren wie das Entwicklungsstadium der Pflanze, das Licht oder die Temperatur mit Nährstoffen und Einschränkungen des Wurzelwachstums interagieren und die Reaktion der Pflanzen beeinflussen (Arp, 1991; Stitt, 1991; Baker und Allen, 1994). So beobachteten beispielsweise Sharma-Natu et al. (1997) bei Weizen in der Post-Anthese eine negative Akklimation der Photosynthese unter erhöhtem CO₂.

All diese Betrachtungen zeigen auf, daß die Reaktionen der Pflanzen auf langfristig erhöhtes CO₂ nicht unbedingt durch Kohlendioxid selbst gesteuert sein müssen, sondern das Kohlendioxid sekundär Einfluß auf die Regulierung des Wachstums ausübt (Bowes, 1991). Weiterhin ist es nicht möglich, aus Kurzzeitexperimenten mit erhöhtem CO₂ Rückschlüsse darüber zu ziehen, welche Langzeitauswirkungen auf die atmosphärische CO₂-Konzentration und die Kohlenstoffspeicherung in Ökosystemen auftreten werden (Amthor, 1995).

Die Bedeutung des Wassers

In den meisten Studien konnte gezeigt werden, daß C₃-Pflanzen unter erhöhtem CO₂ eine anfänglich reduzierte stomatäre Leitfähigkeit aufweisen, wodurch eine verbesserte Wassernutzungseffizienz erreicht wird, das Verhältnis von fixiertem Kohlenstoff zu transpiriertem Wasser also größer ist (Ward und Strain, 1999; Rogers und Dahlman, 1993). Ob diese Verbesserung langfristig zum Tragen kommt und erhalten bleibt, ist umstritten. So existiert der Einwand, daß durch das erhöhte Wachstum der Pflanzen und die damit verbundene größere Blattfläche diese Reduktion wettgemacht wird (Rogers und Dahlman, 1993). Allen (1990) vermutet, daß wegen der größeren Blattfläche sowie der erhöhten Blattemperatur der Wasserverbrauch pro Bodenfläche durch erhöhtes CO₂ kaum reduziert wird. Aufgrund der bereits erwähnten möglichen Änderungen der jährlichen Niederschlagsmengen oder des im Jahresverlauf verschobenen Auftretens von Niederschlagsereignissen ist der Einfluß erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentrationen auf die Wassernutzungseffizienz von Pflanzen in jedem Fall äußerst bedeutsam.

Wasserstreß ist ein bedeutender, wahrscheinlich sogar der wichtigste limitierende Faktor in der Getreideproduktion weltweit (Abayomi und Wright, 1999; Siddique et al., 1999) und bestimmt weiterhin auch die Verteilung und Zusammensetzung der Vegetation (Centritto et al., 1999). Insgesamt gesehen führt Wasserstreß zu Reduktionen der Erträge und des Wachstum von landwirtschaftlichen Nutzpflanzen. Saeed et al. (1997) konnten an Maispflanzen eine geringere relative Wachstumsrate und ein reduziertes Tausend-Korn-Gewicht feststellen. Ebenfalls war der Ernteindex reduziert. Mouhouche et al. (1998) fanden an Bohnen unter Streßbedingungen die Anzahl der Hülsen sowie die Anzahl der Samen pro Hülse reduziert. Die Blattgröße und die Blattfläche werden ebenfalls reduziert, die Blattseneszenz beschleunigt (Baker et al., 1997; Abayomi und Wright, 1999).

Unter Wasserstreßbedingungen vergrößert sich in Pflanzen das Verhältnis der Wurzel- zur Sproßmasse (Mackay und Barber, 1985). Diejenigen Genotypen sind am resistantesten gegen Trockenheit, die durch eine größere Wurzelmasse, ein größeres Wurzelvolumen und ein größeres Verhältnis der Wurzel- zur Sproßmasse gekennzeichnet sind (Nour und Weibel, 1978).

Die Auswirkungen von Streß auf die Pflanze sind abhängig von der Größenordnung des Stresses sowie von dem Wachstumsstadium, während dessen der Streß auftritt (Brar et al., 1990). In diesem Zusammenhang ist es auch wichtig, ob der Streß über die gesamte Vegetationsphase stattfindet oder nur in einer bestimmten Phase, so daß bei dann wieder auftretender ausreichender Wasserversorgung eine Regeneration der Pflanzen stattfinden kann. Die Auswirkungen von Wasserstreß auf Wachstum und Ertrag sind kleiner und besser zu kompensieren, wenn die Pflanzen in der frühen vegetativen Phase gestreßt werden als in der späten vegetativen Phase oder nach der Blüte (Abayomi und Wright, 1999). Sairam et al. (1990) beobachteten an verschiedenen

Genotypen von Weizen, daß sich Trockenheit während der Anthese als stärker nachteilig erwies als während der Phase der Seitensproßbildung, also einem früheren Zeitpunkt der Entwicklung.

Sowohl die Photosynthese als auch die Transpiration der Pflanzen wird durch Wasserstreß erniedrigt (Von Caemmerer und Farquhar, 1984). Die Lichtatmung wird gegenüber der CO_2 -Fixierung bei Wassermangel begünstigt (Larcher 1994; S. 101). Dabei ist zu unterscheiden zwischen der stomatär bedingten und der nicht-stomatär bedingten Reduktion der Photosynthese. Ursache für die stomatäre Reduktion ist, daß Pflanzen bei zunehmendem Trockenstreß generell mit einem Schließen der Stomata reagieren (Chen et al. 1993), wodurch der CO_2 -Gaswechsel herabgesetzt ist.

Sogenannte A/c_i -Kurven, bei deren Aufnahme ein Blatt verschiedenen CO_2 -Konzentrationen ausgesetzt und die jeweilige Photosynthese aufgenommen wird, zeigen dabei Reaktionen der Photosynthese auf die interzelluläre CO_2 -Konzentration auf und erleichtern Aussagen über Akklimatisationsprozesse in der Pflanze (Sage, 1994). Sowohl die Anfangssteigung der A/c_i -Kurven als auch die maximale Nettophotosynthese werden durch Wasserstreß reduziert (Kicheva et al., 1994). Dabei zeigt die reduzierte Steigung eine Abnahme der Aktivität der Ribulose-1,5-bisphosphat Carboxylase an, während das niedrigere Maximum seine Ursache in einer geringeren Kapazität der Ribulose-1,5-bisphosphat Regeneration hat (Farquhar et al., 1987). Anfängliche Reduktionen der Photosynthese unter Trockenstreß sollen zunächst in einer verminderten reduzierten stomatären Leitfähigkeit und Hemmung der RuBP Regeneration resultieren, der eine geringere Aktivität der Ribulose-1,5-bisphosphat Carboxylase folgt (Kicheva et al., 1994). Da sich die Menge des Enzyms nicht in Abhängigkeit von der Bewässerung ändert, können die Veränderungen im Gaswechsel nicht durch z.B. eine verminderte Synthese des Enzyms verursacht sein (Kicheva et al., 1994). Bei schnell einsetzendem Wasserstreß ist die CO_2 -Assimilation zunächst nur bei hohen interzellulären Konzentrationen an Kohlendioxid deutlich reduziert. Erst bei länger einwirkendem Wassermangel ist sowohl bei hohen als auch bei niedrigen Konzentrationen die Assimilation betroffen. Der Übergang von der Ribulose-1,5-bisphosphat Carboxylase Limitierung zur Limitierung aufgrund der Regeneration der Ribulose-1,5-bisphosphat findet bei einer niedrigen interzellulären CO_2 -Konzentration statt (Von Caemmerer und Farquhar, 1984).

Das Zusammenspiel von Wasser und Kohlendioxid

Wenn in einem zukünftigen veränderten Klima Wasserstreß in Kombination mit erhöhtem CO_2 auftritt, ist die Interaktion der durch diese Umweltparameter ausgelösten Reaktionen von außerordentlichem Interesse. Es stellt sich die Frage, ob und inwieweit erhöhtes CO_2 die negativen Auswirkungen von Wassermangel kompensieren kann.

Es konnte bisher des öfteren gezeigt werden, daß Pflanzen unter Wachstumsbedingungen mit reduzierter Wasserversorgung dazu tendieren, von erhöhtem CO_2 stärker zu profitieren (Grünzweig und Körner, 2000). So fanden Gifford (1979) und Arp et al. (1998) für den Kornertag beziehungsweise das Wachstum allgemein eine relativ betrachtet stärkere Förderung durch erhöhtes CO_2 in den Pflanzen, die gleichzeitig Wassermangel ausgesetzt waren. Diese Förderung geht jedoch nicht mit einer Steigerung der Wasserstreßtoleranz einher, wie an Sämlingen von Kirschen beobachtet werden konnte (Centritto et al., 1999).

Bei Gaswechsellmessungen beobachteten Kimball et al. (1995), daß unter erhöhtem CO_2 die Steigerung der Photosynthese relativ betrachtet in der wassergestreßten Behandlung deutlich stärker war als in der gut bewässerten. Die maximale Photosynthese war bei Centritto et al. (1999) unter Wasserstreß halbiert, unabhängig davon, ob erhöhtes CO_2 vorlag oder nicht, und die stomatäre Leitfähigkeit wurde durch erhöhtes CO_2 nur in den gut bewässerten Pflanzen gesenkt. Weiterhin verminderte Wasserstreß die negative Anpassung der Photosynthese die in erhöhtem CO_2 stattfindet (Huxman et al., 1998).

1.1 Fragestellung

Im einzelnen wurde der Versuch unternommen, die folgenden Fragenkomplexe zu beantworten:

- Kommt es zu Interaktionen zwischen erhöhten atmosphärischen CO_2 -Konzentrationen, der Bodenwasserversorgung sowie des Bodentyps hinsichtlich Ertrag und Wachstum von Sommerweizen?

⇒ Wie stark werden die oberirdische Biomasse und deren Einzelkomponenten durch erhöhtes CO_2 gefördert? Wird der negative Effekt des Wasserstress abgemildert?

- Wird das Gaswechselverhalten von Sommerweizen durch erhöhte atmosphärische CO_2 -Konzentrationen und die Bodenwasserversorgung als Einzelfaktoren bzw. in Interaktion beeinflusst?

⇒ Verändert sich die aktuelle Photosynthese bei variierendem Angebot an Kohlendioxid und Bodenwasser?

⇒ Ist die Wassernutzungseffizienz durch erhöhtes CO_2 verbessert und welchen Einfluß hat das Bodenwasser?

⇒ Zeigen sich im Verhalten der A/c_i -Kurven Abweichungen, die durch die veränderten Umweltbedingungen hervorgerufen wurden?

- Welchen Einfluß haben der Zeitpunkt und die Stärke des Wasserstresses auf die Ertragsparameter?

⇒ Reagieren Weizenpflanzen auf die Auswirkungen der mangelhaften Versorgung mit Bodenwasser während bestimmter Entwicklungsstadien unterschiedlich stark?

Um diese Fragen zu klären wurde im Rahmen des von der Europäischen Union geförderten IMPETUS-Projektes (Improving Wheat Model Accuracy and Suitability for Regional Impact Assessment) Sommerweizen (*Triticum aestivum* L. cv. Minaret) in zwei Versuchsjahren (1998 und 1999) in den Open-Top-Kammern des Instituts für Pflanzenökologie in Gießen angebaut. Dabei waren die Pflanzen zwei CO₂-Konzentrationen und zwei Wasserversorgungsstufen ausgesetzt. Im ersten Versuchsjahr wurde zusätzlich der Einfluß zweier Bodentypen untersucht. Neben Gaswechsellmessungen wurden nicht-destruktiv einige Parameter im Saisonverlauf bestimmt sowie destruktive Ernten durchgeführt, um Auswirkungen der Behandlungen auf Wachstum und Ertrag zu bestimmen.

2 Material und Methoden

2.1 Pflanzen

Sommerweizen der Sorte Minaret (*Triticum aestivum* L. cv. Minaret) wurde in den Jahren 1998 und 1999 in den Open-Top-Kammern des Instituts für Pflanzenökologie der Universität Gießen angebaut. Der genaue Aufbau der Anlage ist beschrieben in Fangmeier et al. (1992). Die Sorte Minaret ist eine Kreuzung aus Bastion und Mironnovskaja 808 der Firma De Samenwerkende Graankweekbedrijven Wiersum-Zelder, Groningen, Niederlande. Minaret ist gekennzeichnet durch eine schnelle Frühentwicklung, reift früh und ist relativ unanfällig gegen Mehltau (Sneep et al., 1983; Parlevliet et al., 1989). An den Pflanzen wurden sowohl destruktive Ernten als auch nicht destruktive Untersuchungen und Gaswechsellmessungen durchgeführt.

Da sich der Versuchsaufbau in beiden Jahren unterschied, wird im Folgenden eine Trennung vorgenommen.

Im Jahre 1998 dienten ein Cambisol und ein Tschernosem als Bodensubstrat (Tabelle 2.1-1). Beide Böden wurden von der Bundesforschungsanstalt für Landwirtschaft (FAL) in Braunschweig zur Verfügung gestellt.

Tabelle 2.1-1: Charakteristika der verwendeten Bodentypen

Bodenname	Cambisol	Tschernosem
Bodenfruchtbarkeit	niedrig	hoch
Bodentextur	lehmiger Sand	toniger Lehm
pH-Wert	6,5	7,2
Organische Substanz [%]	1,4	4,2
Stickstoff-Gehalt (kg N ha ⁻¹)	90	100
Phosphor-Gehalt (kg P ₂ O ₅ ha ⁻¹)	22	23
Kalium-Gehalt (kg K ₂ O ha ⁻¹)	6	18
Magnesium-Gehalt (kg Mg ha ⁻¹)	11	16

Als Pflanzgefäße dienten schwarze Mörtelkübel mit einem Volumen von 90 Litern, einer Oberfläche von 0,27 m² und 40 cm Tiefe. Diese wurden mit den jeweiligen Bodentypen bis zum Rand gefüllt. Um ein mögliches Aufheizen der ebenerdig stehenden Töpfe durch seitlich auf die schwarze Oberfläche auftreffendes Sonnenlicht zu verhindern, wurde jeder Topf mit

weißer Isoliertapete ummantelt. Zur Vermeidung von Staunässe waren Löcher in die Böden der Kübel gebohrt worden. Untersetzer verhinderten ein Abfließen des Wassers und der Nährstoffe aus dem System in den Untergrund. In jeder Kammer standen acht Töpfe.

Der Termin der Aussaat (Tabelle 2.1-2) war der 22. April 1998. Die angestrebte Pflanzdichte lag bei 350 Pflanzen m^{-2} , entsprechend 95 Pflanzen pro Topf. Um Ausfälle bei der Keimung des Saatgutes ausgleichen zu können, lag die Saatkichte bei 700 Pflanzen m^{-2} (190 Pflanzen pro Topf). Die räumliche Verteilung des Saatgutes auf den Töpfen war nach folgendem Schema angelegt: 36 Körnerpaare wurden zentral als Quadrat auf der Oberfläche angeordnet. Der Abstand zwischen den benachbarten Paaren betrug jeweils fünf Zentimeter. Um dieses Zentrum lag ein Ring von 28 Körnerpaaren. Weitere 31 Paare waren wiederum ringförmig um die vorherigen Paare verteilt. Die endgültige Bestandesdichte wurde am 5. und 6. Mai 1998 (Tabelle 2.1-2) durch Entfernen der überzählig gekeimten Pflanzen hergestellt, wobei das Saadmuster erhalten blieb. Die spezielle Anordnung der Körner bei der Aussaat diente dazu, den Einfall seitlicher Strahlung in das Zentrum des Bestandes zu verhindern, da diese zentralen Pflanzen für die Messungen und Ernten verwendet wurden. Als weiterer Strahlungsschutz dienten grüne Netze, die an Bambusstäben befestigt um jeden Topf gespannt waren und mit zunehmender Bestandeshöhe aufwärts bewegt wurden, so daß deren Oberkante auf einer Höhe mit den Spitzen der Pflanzen lag.

Im Jahre 1999 wurde nur noch der Cambisol als Pflanzsubstrat gewählt. Auch wurden keine Pflanzgefäße verwendet. In Folge des Neubaus des Interdisziplinären Forschungszentrums für biowissenschaftliche Grundlagen der Umweltsicherung wurde die Open-Top-Anlage im Winter 1998/1999 verlegt. Am neuen Standort, circa 150 Meter vom alten entfernt, wurde jede Kammer auf einen Betonring gestellt, welcher auf einem 30 cm starken Schotterplateau lag, um die Kammern vom Boden des Standortes abzugrenzen. Der Durchmesser der Ringe betrug drei Meter, ihre Tiefe 50 cm. Jeweils die Hälfte der Ringe wurde mit dem Cambisol befüllt. Um in einer Kammer beide Bewässerungsstufen einrichten zu können, wurde die Erde mit Holzplanken in zwei Hälften unterteilt. Eine auf dem Holz angebrachte Folie grenzte die zwei Hälften wasserundurchlässig gegeneinander ab. Zwischen Erde und Schotter befand sich ein Fleece, welches permeabel für Wasser, aber nicht für die Wurzeln des Weizens war. So sollte das Auftreten von Staunässe verhindert werden. Die Bodentiefe war beim Einfüllen in die Ringe 50 cm. Aufgrund von Verdichtungen im Saisonverlauf betrug die endgültige Tiefe des durchwurzelbaren Raumes 30,3-39 cm. Die Pflanzdichte lag wie schon im Jahre 1998 bei 350 Pflanzen m^{-2} . Bei einer Größe der einzelnen Plots von 1,765 m^2 ergab dies 618 Pflanzen pro Plot. Am 3. und 4. Mai 1999 erfolgte die Aussaat (Tabelle 2.1-3), wobei wiederum die

doppelte Menge an Saatgut in Reihenform ausgebracht wurde. Der Abstand zwischen den Körnerpaaren in einer Reihe betrug 2,5 cm, der Reihenabstand lag bei 10 cm. Am 21. und 25. Mai 1999 (Tabelle 2.1-3) wurde durch Entfernen der überzählig gekeimten Pflanzen die endgültige Bestandesdichte erreicht. Dabei wurde das reihenförmige Saatmuster erhalten. Wie 1998 wurden Beschattungsmatten installiert und für Messungen und destruktive Ernten Pflanzen aus der Mitte der Bestände verwendet.

Um eine ausreichende Nährstoffversorgung der Pflanzen sicherzustellen, wurde in beiden Versuchsjahren je zweimal zusammen mit dem Gießwasser ein NPK-Flüssigdünger (Wuxal[®] Super; Aglukon Spezialdünger GmbH & Co. KG, Düsseldorf) verteilt. An beiden Terminen wurden jeweils 100 kg N ha⁻¹ gedüngt. Weiterhin war es in beiden Jahren erforderlich, Pflanzenschutzbehandlungen durchzuführen, da die Bestände teilweise von Mehltau beziehungsweise Spinnmilben befallen waren. Um Verfälschungen der Ergebnisse zu vermeiden, wurden jeweils alle Versuchsflächen mit den Mitteln Corbel[®] (BASF, Agrarzentrum Limburgerhof, Limburgerhof, Deutschland) bzw. Neudosan[®] (W. Neudorff GmbH, Emmerthal, Deutschland) behandelt, unabhängig von der Stärke des Befalls im Einzelfall.

Tabelle 2.1-2: Zeitplan für 1998 mit allen relevanten Terminen

Datum	Ereignis
22. April 1998	Aussaat. Düngung von 100 kg N ha ⁻¹ .
27. April 1998	Beginn des Auflaufens. Beginn der CO ₂ -Begasung.
4. Mai 1998	Beginn der TDR-Messungen zur Bestimmung des volumetrischen Bodenwassergehaltes.
5. und 6. Mai 1998	Herstellung der endgültigen Bestandesdichte von 350 Pflanzen m ⁻² .
6. Mai 1998	Beginn der Tensiometer-Messungen zur Bestimmung der Bodenwasserspannung. Beginn der Bodentemperatur-Messungen in 10 cm Tiefe.
11. und 12. Mai 1998	Keine CO ₂ -Begasung aufgrund eines technischen Defekts.
13. Mai 1998	Stadium 21 (Hauptspross und ein Seitenspross).
14. Mai 1998	Anbringen der Beschattungsmatten.
29. Mai 1998	Stadium 31 (erster Knoten fühlbar). Düngung von 100 kg N ha ⁻¹ . Beginn der zwei Bewässerungsstufen (W+ = gut bewässert, W- = Wasser gestresst).
4. Juni 1998	Behandlung gegen Mehltau mit Corbel [®] .
22. Juni 1998	Stadium 65 (halbe Anthese).
25. und 26. Juni 1998	Ernte 1 (siehe Kapitel Ernten etc.).
29. Juni 1998	Behandlung gegen Mehltau mit Corbel [®] .
3. Juli 1998	Behandlung gegen Spinnmilben mit Neudosan [®] .
7. Juli 1998	Stadium 77 (späte Milchreife, Ende der Kornfüllung).
10. Juli 1998	Behandlung gegen Spinnmilben mit Neudosan [®] .
16. Juli 1998	Behandlung gegen Mehltau mit Corbel [®] .
22. Juli 1998	Behandlung gegen Mehltau mit Corbel [®] .
23. Juli 1998	Behandlung gegen Spinnmilben mit Neudosan [®] .
Ungefähr 24. Juli 1998	Stadium 90 (Reife).
28. Juli 1998	Stadium 92.
10. und 11. August 1998	Ernte 2 (siehe Kapitel Ernten etc.).

Stadien sind angegeben nach Tottman und Broad (1987)

Tabelle 2.1-3: Zeitplan für 1999 mit allen relevanten Terminen

Datum	Ereignis
3. und 4. Mai 1999	Aussaat.
4. Mai 1999	Düngung von 100 kg N ha ⁻¹ .
9. bis 11. Mai 1999	Beginn des Auflaufens.
10. Mai 1999	Beginn der CO ₂ -Begasung.
21. und 25. Mai 1999	Herstellung der endgültigen Bestandesdichte von 350 Pflanzen m ⁻² .
26. Mai 1999	Beginn der TDR-Messungen zur Bestimmung des volumetrischen Bodenwassergehaltes. Beginn der Bodentemperatur-Messungen in 10 cm Tiefe.
27. Mai 1999	Beginn der Equitensiometer-Messungen zur Bestimmung der Bodenwasserspannung.
Ab 28. Mai 1999	Stadium 21 (Hauptspross und ein Seitenspross).
4. Juni 1999	Behandlung gegen Mehltau mit Corbel [®] .
Ab 7. Juni 1999	Stadium 31 (erster Knoten fühlbar). Düngung von 100 kg N ha ⁻¹ .
8. Juni 1999	Beginn der zwei Bewässerungsstufen (W+ = gut bewässert, W- = Wasser gestresst).
13. und 14. Juni 1999	Keine CO ₂ -Begasung aufgrund eines technischen Defekts.
18. Juni 1999	Behandlung gegen Mehltau mit Corbel [®] .
24. Juni 1999	Ernte 1 (siehe Kapitel Ernten etc.).
1. Juli 1999	Ernte 2 (Kammern 1, 3, 10 und 12 W+ und W-; Kammern 2 und 11 nur W-).
5. Juli 1999	Ernte 2 (Kammern 2 und 11 W+).
8. Juli 1999	Behandlung gegen Mehltau mit Corbel [®] .
13. Juli 1999	Ernte 3, Stadium 76,6-77 (späte Milchreife, Ende der Kornfüllung).
12. August 1999	Ernte 4 (alle W+ Behandlungen), Stadium 92.
23. August 1999	Ernte 4 (alle W- Behandlungen), Stadium 92.

Stadien sind angegeben nach Tottman und Broad (1987)

2.2 Behandlungen

Im Jahre 1998 wurden in einem voll-faktoriellen Design zwei CO₂-Konzentrationen, zwei Bewässerungsstufen und zwei Bodentypen verwendet, was acht Behandlungskombinationen ergab. Im Jahr 1999 gab es dagegen nur vier Behandlungen (zwei CO₂-Konzentrationen, zwei Bewässerungsstufen, ein Bodentyp) (Tabelle 2.2-1).

In den CO₂-Kontrollkammern wurde ungefilterte Umgebungsluft an die Bestände geführt, die Pflanzen also der in der Außenluft herrschenden CO₂-Konzentration ausgesetzt. Für die Kammern mit erhöhtem CO₂ wurde eine Konzentration von 680 µmol mol⁻¹ angestrebt, was durch Zudosierung von Kohlendioxid in die angesaugte Außenluft erreicht wurde. Diese erhöhte Konzentration wurde ganztägig aufrechterhalten.

In beiden Versuchsjahren gab es für jede der zwei CO₂-Konzentrationen drei Kammerparallelen. In jeder dieser Kammern lagen 1998 die vier Kombinationsmöglichkeiten von Bodentyp und Bewässerungsstufe doppelt, als zwei Topfparallelen, vor. Die eine Hälfte der Töpfe wurde bei der ersten Ernte verwendet, die andere bei der zweiten.

1999 lagen die zwei Bewässerungsstufen, W+ = gut bewässert sowie W- = schlecht bewässert, in jeder der drei 3 Parallelkammern einmal vor. Für die Ernten wurden jeweils unterschiedliche Bereiche aus Beständen entfernt.

Tabelle 2.2-1: Behandlungsvarianten in den Jahren 1998 und 1999

Jahr	CO ₂ -Konzentration [µmol mol ⁻¹]	Bodentyp [T = Tschernosem; C = Cambisol]	Bewässerung [W+ = gut ; W- = schlecht]	Code der Behandlungsvariante
1998	367	T	W+	367, T, W+
1998	367	T	W-	367, T, W-
1998	650	T	W+	650, T, W+
1998	650	T	W-	650, T, W-
1998	367	C	W+	367, C, W+
1998	367	C	W-	367, C, W-
1998	650	C	W+	650, C, W+
1998	650	C	W-	650, C, W-
1999	383	C	W+	383, W+
1999	383	C	W-	383, W-
1999	693	C	W+	693, W+
1999	693	C	W-	693, W-

2.3 Bewässerung und Bestimmung des Bodenwassers

2.3.1 Bewässerung

Die Bewässerung der Pflanzen wurde in beiden Jahren am späten Nachmittag mit handelsüblichen Gießkannen durchgeführt. Es war darauf zu achten, den Ausguß der Kanne möglichst in Bodennähe in die Bestände einzuführen, da ein Bewässern von oben auf die Pflanzen den Befall derselben mit Mehltau begünstigte. Mit Erreichen des Stadiums 31 (Tottman & Broad, 1987), am 29. Mai 1998 beziehungsweise am 8. Juni 1999 (Tabellen 2.1-2 und 2.1-3), als an den Hauptsprossen der Pflanzen der erste Knoten auftrat, begannen die zwei verschiedenen Bewässerungsstufen. Um ein unterschiedliches Keimen und Auflaufen der Pflanzen zu verhindern, wodurch spätere Vergleiche der Behandlungseffekte erschwert worden wären, wurde nicht schon bei der Aussaat mit dem Trockenstreß begonnen. Die Art und Weise, wie dieser Streß in den beiden Versuchsjahren erreicht wurde, differierte grundlegend.

Im Jahre 1998 wurde den wassergestreßten Pflanzen ungefähr die Hälfte des Wassers zur Verfügung gestellt, welches die gut bewässerten bekamen. Damit sollte der volumetrische Bodenwassergehalt in den gestreßten Plots gegenüber den gut versorgten dauerhaft um ungefähr 50 % erniedrigt werden, die Weizenpflanzen sich also in einem gleichbleibenden Dauerstreß befinden.

1999 dagegen durchliefen die Pflanzen in der Streßbehandlung drei Austrocknungszyklen des Bodens. Beginnend mit dem Stadium 31 (Tottman & Broad, 1987) wurde nicht mehr bewässert, bis der volumetrische Bodenwassergehalt nahe Null lag. Dann wurde einmalig intensiv gegossen, um das Bodenwasser auf das Niveau der gut versorgten Plots zu bringen und der zweite Trockenzyklus begann. Das Ende des dritten Trockenzyklus fiel mit der Reife der Pflanzen zusammen, so daß die Ernte ein Bewässern sowie den Beginn eines vierten Zyklus überflüssig machte. Ausgehend von den morgens gemessenen TDR-Werten (s.u.) war es gut möglich -unter Berücksichtigung des Klimas im Tagesverlauf- die Gießmengen für den Abend zu kalkulieren.

2.3.2 Bestimmung des Bodenwassers

In den zwei Versuchsjahren wurde die Wassermenge im Boden mit drei Methoden erfaßt:

1) Der volumetrische Bodenwassergehalt wurde in beiden Versuchsjahren mittels einer TDR-Sonde (TDR = Time-Domain Reflectometry), Modell TRIME-FM-2, der Firma IMKO

Micromodultechnik (Ettlingen, Deutschland) täglich ab dem 4. Mai 1998 bzw. dem 26. Mai 1999 (Tabellen 2.1-2 und 2.1-3) morgens gemessen.

Die volumetrische Feuchte eines Bodens beschreibt das Verhältnis zwischen dem Wasservolumen der Probe und deren Gesamtvolumen. Dabei gilt formal betrachtet:

$$\Theta_{\text{vol}} = \frac{V_{\text{W}}}{V_{\text{ges}}} * 100$$

mit Θ_{vol} = volumetrische Feuchte der Probe in Prozent

V_{W} = Volumen des in der Probe enthaltenen Wassers

V_{ges} = Volumen der gesamten Probe (inklusive Wasser und Luft)

Das Meßprinzip der TDR beruht auf der Geschwindigkeitsmessung einer elektromagnetischen Welle im zu messenden Material. Es gilt:

$$c = \frac{c_0}{\sqrt{\epsilon_r * \mu_r}}$$

mit c_0 = Lichtgeschwindigkeit (ist bei elektromagnetischen Wellen im Vakuum gegeben)

ϵ = relative Dielektrizitätszahl

μ_r = magnetische Permeabilität (kann in nicht magnetischen Materialien = 1 gesetzt werden)

Daraus folgt, daß die Ausbreitungsgeschwindigkeit c der elektromagnetischen Welle nur von der relativen Dielektrizitätszahl abhängt. Wenn die Ausbreitungsgeschwindigkeit der elektromagnetischen Welle ermittelt ist, ist damit auch die Dielektrizitätszahl bekannt. Da bei einer TDR-Sonde die Welle entlang den Sondenstäben läuft, reflektiert wird und zurück läuft, wird die Messung der Geschwindigkeit zu einer Messung der Laufzeit. Es gilt:

$$c = \frac{2l}{t}$$

mit l = Länge der Sondenstäbe

Dieses Prinzip funktioniert im Boden sehr gut, da wegen des großen Unterschieds zwischen den Dielektrizitätszahlen von Wasser ($\epsilon = 81$) und Boden ($\epsilon < 5$) und wegen der Erhöhung der Dielektrizitätszahl mit steigendem Wassergehalt des Bodens aus der Dielektrizitätszahl auf den Wassergehalt des Bodens geschlossen werden kann. Topp et al. (1980) zeigten

weiterhin, daß der Wassergehalt des Bodens derjenige Faktor ist, welcher die Dielektrizitätskonstante des Bodens maßgeblich bestimmt. Andere Faktoren wie die Temperatur, der Salzgehalt oder die Dichte des Bodens haben keinerlei signifikante Effekte (Topp und Davis, 1985). Von großem Vorteil bei dieser Methode ist die Schnelligkeit und das nicht-destruktive Vorgehen. 1998 wurde die TDR-Sonde an einer Stelle in den Topf gestochen und der gemessene Wert notiert. Im Jahre 1999 wurde die Sonde an drei Stellen pro Plot eingestochen und der Mittelwert für den Bestand gebildet.

Der volumetrische Wassergehalt umfaßt das gesamte im Boden vorliegende Wasser inklusive der durch Adsorptionsbindung so fest an Bodenpartikel gebunden Wassermenge, daß sie von den Pflanzen nicht aufgenommen werden kann und nicht nutzbar ist. Darum war es notwendig, ausgehend vom volumetrischen Bodenwassergehalt, das pflanzenverfügbare Bodenwasser nach folgender Formel zu bestimmen:

$$PAW = ((\Theta_{vol} * BT) / 100) - ((\Theta_{vol \min} * BT) / 100)$$

mit PAW = pflanzenverfügbares Bodenwasser in Millimeter

Θ_{vol} = volumetrische Bodenfeuchte in Prozent

BT = Bodentiefe in Millimeter

$\Theta_{vol \min}$ = kleinste gemessene volumetrische Bodenfeuchte in Prozent

2) 1998 wurden in je einer Kammer mit Umgebungsluft und einer mit erhöhtem CO₂ alle Töpfe mit Tensiometern bestückt, mit denen jeden Morgen (ab dem 6. Mai 1998, Tabelle 2.1-2) das Bodenwasserpotential, die Saugspannung gemessen wurde.

Die Tensiometer bestanden aus einer 6,5 cm langen porösen Keramikzelle und einem damit verbundenen Tensiometerrohr, die beide mit destilliertem Wasser gefüllt waren. Das Rohr war an seinem oberen Ende mit einem Septum aus Gummi luftdicht abgeschlossen, das aus dem Boden ragte. Die Tensiometer wurden in einer Entfernung von ungefähr 10 cm zum Topfrand in den Boden eingegraben, so daß die poröse Zelle in einer Tiefe von ca. 10-17 cm in Kontakt mit dem ebenfalls porösen Boden und damit auch dem Bodenwasser gelangte. Die Messung der Bodenwassersaugspannung erfolgte mit einem Einstich-Manometer. Das Meßprinzip beruht auf dem Saugspannungsausgleich zwischen Bodenwasser und Unterdruck im Tensiometer (Kuntze et al., 1988; Rowell, 1997). Wenn ein Tensiometer kein Wasser mehr enthielt, wurde es neu befüllt und wieder eingegraben.

3) 1999 waren in einer Kammer sowohl in der gut als auch in der schlecht bewässerten Behandlung je ein Equilibrium-Tensiometer, kurz Equitensiometer (UP Umweltanalytische

Produkte GmbH, Kolkwitz, Deutschland), in einer Bodentiefe von ungefähr 20 cm installiert worden.

Eine Bodenfeuchtesonde, welche in ein poröses Material, den Equilibrierkörper, eingelassen ist, bildet das Equitensiometer. Das poröse Material besitzt eine bekannte Beziehung zwischen Wassergehalt und dem Matrixpotential. Nach dem Eingraben der Sonde in den Boden erfolgt durch Wasseraufnahme eine Angleichung des Matrixpotentials des Equilibrierkörpers an jenes des Bodens. Die Bodenfeuchtesonde mißt den Wassergehalt, und mit Hilfe einer Kalibrierkurve, die zum Equitensiometer gehört, kann das Matrixpotential des Bodens bestimmt werden (Gebrauchsanleitung Equitensiometer, Firma UP Umweltanalytische Produkte GmbH, Kolkwitz, Deutschland). Jeden Morgen gegen 9:00 Uhr, beginnend mit dem 27. Mai 1999, wurden die Messungen durchgeführt.

2.4 Ernten

Im ersten Versuchsjahr (1998) wurden zwei, im zweiten Versuchsjahr (1999) vier destruktive Ernten durchgeführt, um Biomasse- und Ertragsdaten zu gewinnen. Die Erntetermine sowie die Wachstumsstadien der Pflanzen nach dem Dezimalcode von Tottman und Broad (1987) sind für beide Versuchsjahre in Tabelle 2.4-1 aufgeführt.

1998 wurden an beiden Ernteterminen Pflanzen aus insgesamt 24 Töpfen geerntet (2 CO₂-Stufen*2 Bodentypen*2 Bewässerungsregimes*3 Kammerparallelen). Dabei erfolgte pro Topf die Entnahme 30 zentral stehender Pflanzen, um Randeffekte auszuschließen. Die bei der Zwischenernte verwendeten Töpfe schieden aus den weiteren Untersuchungen aus, da die Entfernung der Pflanzen eine freie Fläche im Bestand zur Folge hatte und somit die übrig gebliebenen Pflanzen Randeffekten ausgesetzt gewesen wären. Die Ertrags- und Wachstumsdaten wurden dann auf Quadratmeterbasis umgerechnet, um eine bessere Vergleichbarkeit der Ergebnisse zu ermöglichen.

1999 wurden an den ersten drei Terminen je 20 Pflanzen und am vierten Termin 30 Pflanzen je Plot geerntet. Da keine Töpfe verwendet wurden und mit nur einem Bodentyp gearbeitet wurde, lag eine geringere Anzahl an Plots vor (2 CO₂-Stufen*2 Bewässerungsregimes*3 Kammerparallelen) als im ersten Versuchsjahr. Da die Plots eine größere Oberfläche besaßen als die Töpfe, war es möglich, auf einer Plotfläche alle vier Ernten durchzuführen und dabei jedesmal zentral im Bestand zu arbeiten.

In beiden Versuchsjahren wurden die oberirdischen Teile der Pflanzen geerntet, fraktioniert in Sprosse (Seitensprosse wurden extra gezählt), grüne Blätter und Fahnenblätter, senescente Blätter (mehr als 50 % der Blattfläche vergilbt), Haupt- und Nebenähren und ausgezählt (mit Ausnahme der seneszenten Blätter). Die Flächen der grünen Blätter und der Fahnenblätter wurden mit dem Blattflächenmeßgerät LiCor 3300 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) bestimmt, so daß der Blattflächenindex (das Verhältnis der Blattfläche zur Grundfläche des Bodens) berechnet werden konnte. Im Jahre 1999 konnte neben dieser destruktiven Variante der Blattflächenindex zusätzlich nicht-destruktiv bestimmt werden. Hierfür stand ein LiCor 2000 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) zur Verfügung. Da die Anzahl der grünen Blätter und deren Fläche bestimmt worden waren, konnte auch die durchschnittliche Fläche eines Blattes ermittelt werden. Das Verhältnis der grünen Blattfläche zur Biomasse der grünen Blätter stellt die spezifische Blattfläche (SLA = specific leaf area) dar. Nach der Trocknung aller Proben bei 65 °C bis zum Erreichen der Gewichtskonstanz erfolgte die Messung der Trockengewichte.

In beiden Versuchsjahren wurden ausschließlich für die letzte Ernte der Kornertrag, das Tausend-Korn-Gewicht, die Kornzahl sowie der Ernteindex (das Verhältnis des Kornertrages zur gesamten trockenen oberirdischen Biomasse) bestimmt.

Tabelle 2.4-1: Termine der Ernten in den Jahren 1998 und 1999

Ernte	Datum	Stadium	Anzahl geernteter Pflanzen je Plot
1	25. und 26. Juni 1998	65	30
2	10. und 11. August 1998	92	30
1	23. Juni 1999	44-57	20
2	1. und 5. Juli 1999	64-65	20
3	13. Juli 1999	77	20
4	12. und 23. August 1999	92	30

Stadien sind angegeben nach Tottman & Broad (1987).

2.4.1 Wassernutzungseffizienz der Biomasseproduktion

In beiden Versuchsjahren wurde für die Endernten die Wassernutzungseffizienz der Produktion der gesamten oberirdischen Biomasse (WUE [g TG/kg H₂O]) nach folgender Formel berechnet:

WUE = gesamte oberirdische Biomasse/Wassernutzung

mit: gesamte oberirdische Biomasse [g TG/m²]
 Wassernutzung [kg H₂O/m²] = [l/m²]

Die Wassernutzung ergab sich nach:

Wassernutzung = Gießmenge + (WB0-WB1)

mit: Gießmenge [l/m²*Saison]
 WB0 = Bodenwassergehalt zu Saisonbeginn [l/m²]
 WB1 = Bodenwassergehalt zu Saisonende [l/m²]

2.5 Wirkungserhebungen

2.5.1 Temperaturmessungen

2.5.1.1 Lufttemperatur

Die Lufttemperatur wurde in einer der Kammern gemessen und die Daten direkt auf einen PC übertragen und dort gespeichert.

2.5.1.2 Bodentemperatur

Die Bodentemperatur wurde mit handelsüblichen Einstichthermometern täglich morgens (ca. 9:00 bis 9:30 Uhr) in einer Bodentiefe von 10 cm gemessen.

Die Messungen begannen im Jahre 1998 am 6. Mai (Kalendertag 126). Pro Topf wurde an einer Stelle das Thermometer eingestochen und der Wert notiert.

Im Jahre 1999 begannen die Messungen am 26. Mai (Kalendertag 146). Auf jeder Plotfläche wurde dreimal gemessen und der Mittelwert für weitere Betrachtungen gebildet.

2.5.2 Bestimmung des Chlorophyll-a Gehaltes

An den Fahnblättern der Pflanzen wurde der Chlorophyll-a Gehalt mit einem SPAD-Meter (SPAD-502, Minolta, Osaka, Japan) bestimmt. Der Messung zugrunde liegt die Differenz der optischen Dichten bei zwei verschiedenen Wellenlängen. Beim SPAD-Meter wird mit Wellenlängen im roten und infraroten Bereich gearbeitet, da die Absorption durch das Chlorophyll bei ersterem hoch und bei letzterem niedrig ist. Das durch Dioden vom SPAD-Meter emittierte Licht strahlt durch den eingespannten Blattausschnitt auf einen Rezeptor, der

die Strahlung in elektrische Signale umwandelt. Das Verhältnis der Intensitäten der eintreffenden Strahlung ergibt den SPAD-Wert als eine absolute Zahl. Diese korreliert mit dem Chlorophyllgehalt des Blattes, stellt aber keine Chlorophyllkonzentration dar.

Die Messungen wurden ungefähr in wöchentlichem Abstand durchgeführt. 1998 wurde pro Topf an drei markierten Pflanzen an jeweils drei Stellen des Fahnenblattes gemessen. 1999 wurden pro Versuchsfläche an zehn markierten Pflanzen jeweils drei Abschnitte des Fahnenblattes gemessen.

2.5.3 Lichtinterzeption

Die Lichtinterzeption gibt an, wieviel Prozent der auf einen Pflanzenbestand einfallenden photosynthetisch aktiven Strahlung von den Pflanzen absorbiert wird. Mit zunehmendem Wachstum der Pflanzen und damit verbundenem Zunehmen der Pflanzenoberfläche steigt die Absorption von Strahlung an. Mit dem Einsetzen der Seneszenz fällt der Wert wieder ab, da die Blattfläche reduziert wird.

2.5.3.1. Messungen im Jahr 1998

An jedem Topf wurde mit einem Quantensensor dreimal über dem Bestand und dreimal unterhalb der grünen, aber oberhalb der seneszenten Blätter die Strahlung gemessen. Von den Mittelwerten ausgehend wurde die Interzeption in Prozent berechnet. Die Messungen fanden in circa wöchentlichen Abständen in der Zeit vom 28. Mai 1998 bis zum 21. Juli 1998 statt.

2.5.3.2. Messungen im Jahr 1999

Im zweiten Versuchsjahr konnte die Bestimmung mit einem LiCor LAI 2000 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA) durchgeführt werden. Das Gerät liefert die Angabe, wie groß der Anteil des nicht durch Blätter bedeckten Himmels aus dem Blickwinkel des Sensors ist. Der Wert liegt zwischen null (kein Himmel für den Sensor sichtbar) und eins (keine Blätter für den Sensor sichtbar). Der gemessene Wert wurde von eins subtrahiert und dann mit einhundert multipliziert, um so die Interzeption in Prozent zu erhalten. Ausgehend von Messungen an drei Stellen je Versuchsfläche wurden Mittelwerte gebildet. Die Meßperiode erstreckte sich vom 8. Juni 1999 bis zum 5. August 1999 (W-) beziehungsweise bis zum 19. August 1999 (W+). Die Messungen fanden in ungefähr wöchentlichen Abständen statt.

Für beide Versuchsjahre galt, daß die Messungen nicht an den Stellen im Bestand vorgenommen wurden, an denen größere Freiflächen durch Abknicken und Umfallen von Pflanzen entstanden waren bzw. da, wo diese Pflanzen übereinander lagen. Dies hätte in

beiden Fällen unrealistische Werte der Interzeption (zu niedrig bzw. zu hoch) zur Folge gehabt.

2.5.4 Wachstumsstadien

Die Wachstumsstadien der Pflanzen wurden mit dem Dezimalcode von Tottman und Broad (1987) in etwa wöchentlichen Abständen bestimmt. Im ersten Versuchsjahr wurden zehn markierte Pflanzen je Topf untersucht, wohingegen 1999 die Bestimmungen an zwanzig Pflanzen pro Versuchsfläche stattfanden.

2.5.5 Seneszenz Blattfläche

Mit dem Einsetzen der Seneszenz wurde der prozentuale Anteil der gelben Blattfläche ungefähr einmal pro Woche abgeschätzt. Da diese Schätzungen nicht absolut exakt sein können, und um Vergleiche der Absolutwerte mit anderen Untersuchungen zu ermöglichen, wurden Fotografien der Flächen angefertigt.

2.6 Gaswechselfmessungen an Weizenblättern

Das verwendete Porometer war das LI-6200 (LI-COR, Lincoln, Nebraska, USA). Dieses Gerät besitzt ein sogenanntes geschlossenes System, das heißt, es ist gegen die Außenluft abgegrenzt. In einem geschlossenen System läßt sich die CO₂-Abnahme der Luft messen. Gleichzeitig gilt es aber, die Erhöhung der Luftfeuchtigkeit aufgrund der Transpiration des Blattes zu verhindern. Beim LI-6200 wird dies erreicht, indem im sogenannten Nebenschluß des Gerätes der transpierte Wasserdampf mittels des Trocknungsmittels Magnesiumperchlorat aus der Luft entfernt wird. Die Luftmenge, die durch den Nebenfluß geleitet werden mußte, wurde vor der jeweiligen Messung in einem Testdurchlauf mit dem für die folgende Messung ausgewählten Blatt ermittelt. Dabei wurde das Ventil der Trocknungseinheit reguliert, bis eine weitgehend konstante Luftfeuchte eingestellt worden war. Unter diesen Bedingungen hoben sich Transpiration des Blatts und Wasserdampfentzug durch das Trocknungsmittel gerade auf.

Die drei Hauptkomponenten des LI-6200 sind die Küvette, in die das Blatt eingespannt wird, der Infrarot-Gasanalysator (LI-6250) und eine Kontrollkonsole. Die Küvette besteht aus Lexan, einem bruchfesten, leichten und transparenten Kunststoff, und absorbiert kaum im Bereich der photosynthetisch aktiven Strahlung. Um die Adsorption von Wasserdampf zu

minimieren, wurden die Oberflächen mit Teflon beklebt. Sensoren zur Messung von Blattemperatur, Lufttemperatur sowie Luftfeuchte finden sich in der Kammer. Der eingespannte Abschnitt des zu messenden Blattes muß in Kontakt mit den Sensoren stehen. Außen an der Kammer ist ein Quantensensor angebracht. Der Ventilator in der Kammer gewährleistet eine gute Durchmischung der Luft.

Der LI-6250 Infrarot-CO₂-Gasanalysator ist differentiell und nicht-dispersiv. Infrarote Strahlung läuft durch zwei Röhren, die eine bekannte Menge an CO₂ (Referenzseite) bzw. eine unbekannte Menge an CO₂ (Probenseite) enthalten, und wird teilweise absorbiert. Der Analysator liefert dabei einen Wert, der zur Differenz der Absorptionen proportional ist und somit die Bestimmung der CO₂-Konzentration auf der Probenseite ermöglicht. Ein Filter, der lediglich im Bereich des 4,26 µm Asorptionsbandes von CO₂ durchlässig ist und dem Detektor am Ende des Strahlenganges vorgeschaltet ist, verhindert eine Verfälschung des Ergebnisses durch andere infrarot absorbierende Gase (z.B. Wasserdampf) (LI-COR, 1986; Technical Reference LI-6200). Eine im Infrarot-Gasanalysator angebrachte Pumpe transportiert den Luftstrom aus der Küvette zum CO₂-Analysator zur Bestimmung der Kohlendioxid-Konzentration und wieder zurück in die Küvette.

Bei den durchgeführten Messungen wurde das Gerät derart programmiert, daß eine Abnahme der absoluten, im System herrschenden CO₂-Konzentration um 4 µmol mol⁻¹ einen Meßpunkt lieferte. Dies wurde mit einer viermaligen Wiederholung gemacht, so daß die Messung nach einer photosynthetisch bedingten Abnahme der CO₂-Konzentration um 16 µmol mol⁻¹ beendet war. Die Dauer dieser Reduktion war unterschiedlich lang, je nach Alter des Blattes und Behandlung. Wenn die Photosyntheseleistung sehr gering war, wurde zum Teil nur eine Abnahme um 2 µmol mol⁻¹ Kohlendioxid gemessen, damit die Messung nicht zu lange andauerte, was zum Beispiel eine Aufheizung der Kammer durch das Sonnenlicht bewirken könnte. Aus der Rate der CO₂-Abnahme über die Zeit sowie der vor Meßbeginn bestimmten Fläche des eingespannten Blattabschnitts, dem absoluten Volumen des Systems (Volumen der Küvette, des Gasanalysators und der Schlauchverbindungen) und einiger anderer Parameter wird die Photosyntheserate durch die Gerätesoftware kalkuliert (Li-COR, 1986; Technical Reference LI-6200).

Bevor die Messungen begannen, wurden vorab nach den Anweisungen des Herstellers einige Tests durchgeführt. So wurde der CO₂-Analysator mit Hilfe eines Eichgases regelmäßig kalibriert. An jedem Meßtag wurde ein Lecktest durchgeführt, wozu zunächst die CO₂-Konzentration im geschlossenen Kreislauf auf einen Wert nahe Null abgesenkt wurden. Dies erfolgte, indem der Luftstrom durch einen CO₂-Absorber ("Soda-Lime" = Natronkalk) geleitet

wurde. Aus dem anschließenden Anstieg der CO_2 -Konzentration in einem definierten Zeitrahmen konnte die Leckrate ermittelt werden und zur Korrektur in das System programmiert werden. Der K-Test bestimmte die Qualität des Trocknungsmittels, welches das Transpirationswasser aus dem System entfernt, und lieferte Aufschluß über allgemeine die Ergebnisse verfälschende Fehler wie zum Beispiel eine verschmutzte Kammer.

Die Gaswechsellmessungen zur Bestimmung von Photosynthese, stomatärer Leitfähigkeit und Wassernutzungseffizienz wurden an den Fahnenblättern der Weizenpflanzen am Wuchsort, also in den Open-Top-Kammern unter den dort herrschenden CO_2 -Konzentrationen durchgeführt. Die Messungen erfolgten im Jahre 1999 am 22., 27. und 28. Juni sowie am 4., 18. und 19. Juli. Es wurde angestrebt, die Messungen ausschließlich in den Vormittagsstunden vorzunehmen, um die mittägliche Photosynthesedepression zu umgehen und eine zu starke Aufheizung des Blattes zu verhindern. Diese würde aufgrund der Temperaturabhängigkeit eine Beeinflussung der Photosyntheserate verursachen. Somit lagen die Messungen in der Zeit zwischen ungefähr 9 und 14 Uhr. Um eine Vergleichbarkeit der Datensätze zu gewährleisten, wurden Messungen, die unter niedrigen Strahlungswerten durchgeführt wurden, nicht berücksichtigt. Als Grenze wurden $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ gewählt. Auch fanden die Ergebnisse keine Berücksichtigung, bei denen negative interne CO_2 -Konzentrationen angezeigt wurden, da hier von einer Fehlfunktion des Gerätes ausgegangen werden mußte.

Neben der Messung des momentanen Gaswechsels erfolgte auch die Aufnahme von A/c_i -Kurven, durch welche der Einfluß der interzellulären CO_2 -Konzentration auf die Nettophotosyntheserate aufgezeigt wird. Um die Kurven aufzunehmen, mußte in dem geschlossenen System eine hohe CO_2 -Konzentration ($1000\text{-}1500 \mu\text{mol mol}^{-1}$) eingestellt werden. Dies wurde durch Injektion von Kohlendioxid mit einer Spritze in den Kreislauf sichergestellt. Die Abnahme der CO_2 -Konzentration war dann -bei Berücksichtigung der Leckrate- ausschließlich durch die Photosyntheseleistung des eingespannten Blattes bedingt. Beendet war die Messung nach ungefähr 45-60 Minuten, wenn die CO_2 -Konzentration nicht weiter abfiel. Unmittelbar bevor die Kurven aufgenommen wurden, erfolgte eine Messung der aktuellen Photosyntheserate. So war ein späterer Vergleich möglich, ob dieser Wert auf der A/c_i -Kurve lag. Im Gegensatz zur Messung der Photosyntheseraten wurde bei den Kurven nicht eine Abnahme um $4 \mu\text{mol mol}^{-1}$, sondern um $30 \mu\text{mol mol}^{-1}$ programmiert. Die ersten Meßpunkte bei hohen Werten für c_i lagen oftmals relativ niedrig, da sich das System noch nicht stabilisiert hatte. Diese Werte wurden bei der Auswertung nicht berücksichtigt.

Mit dem Programm Photosyn Assistant, Ver. 1.1.2, (Dundee Scientific, Dundee, United Kingdom) wurden die maximale Carboxylierungsrate der Rubisco (V_{cmax}) sowie die lichtgesättigte, maximale Elektronentransportrate (J_{max}) bestimmt. Das Programm basiert auf dem von Farquhar et al. (1980) vorgestellten Modell unter Berücksichtigung der später durch von Caemmerer und Farquhar (1981), Sharkey (1985), Harley und Sharkey (1991) und Harley et al. (1992) vorgestellten Modifikationen. Aus den A/c_i -Kurven erfolgte auch die Kalkulation der Photosyntheseleistungen, die die Pflanzen in den beiden CO_2 -Wachstumskonzentrationen (Umgebungsluft oder erhöhtes CO_2) aufwiesen.

Das Ausmaß der nicht-stomatären und stomatären Limitation der Photosynthese unter Wassermangel ist aus dem Vergleich der A/c_i -Kurven einer gut und einer nicht gut bewässerten Pflanze möglich (Matthews und Boyer, 1984). Die nicht-stomatäre Limitation wird angezeigt durch die Abnahme der Photosyntheserate der trockengestreßten Pflanze gegenüber der ausreichend mit Wasser versorgten bei der internen CO_2 -Konzentration (c_i), die der äußeren CO_2 -Konzentration (c_a) zum Zeitpunkt der Messungen entspricht. In diesem Fall kann davon ausgegangen werden, daß die Photosyntheserate demjenigen Wert entspricht, der unter Umgebungsluftbedingungen erzielt würde, wenn kein stomatärer Widerstand existent wäre, da die Zellen des Mesophylls der CO_2 -Konzentration ausgesetzt sind, die in der Umgebungsluft vorliegt. Den durch Wassermangel verursachten stomatären Widerstand ergibt die weitere Abnahme der Photosyntheserate vom Punkt $c_i=c_a$ bis zum unter den Umgebungsbedingungen tatsächlich herrschenden c_i .

2.7 EDV und Statistik

Für die Erstellung von Texten diente das Programm Microsoft Word 97 für Windows (Microsoft Corporation, Redmond, USA). Zur Evaluierung von Mittelwertsdifferenzen wurde eine univariate Varianzanalyse durchgeführt, die die Einflüsse der Faktoren allein und in Wechselwirkung auf die untersuchten Parameter aufzeigte. Bei den Gaswechseldaten wurde für die einzelnen Wachstumsstadien ein anschließender paarweiser multipler Vergleichstest auf die geringste signifikante Differenz (LSD) ausgeführt. In allen Fällen wurde mit Irrtumswahrscheinlichkeiten von $< 5 \%$, $< 1 \%$ und $< 0,1 \%$ geprüft. Die statistischen Berechnungen wurden durchgeführt mit Hilfe des Statistikprogramms SPSS 8.0 für Windows

(SPSS Inc., Chicago, USA). Für die Erstellung von Abbildungen wurde PlotIt für Windows 95/NT, Version 3.20h (Scientific Programming Enterprises, Haslett, USA) verwendet.

3 Ergebnisse

Am Anfang des Ergebnisteils (Kapitel 3.1) werden die Wuchsbedingungen für den gesamten Versuchszeitraum vorgestellt. Es erfolgt eine Präsentation der Luft- und Bodentemperaturen sowie der Strahlungsbedingungen. Im Anschluß daran (Kapitel 3.2-3.3) werden die tatsächlich erreichten CO₂-Konzentrationen in den Kammern sowie die verschiedenen Wassergehalte des Bodens gezeigt. Die Darstellung der Einflüsse der Wirkungskriterien auf die Weizenpflanzen beginnt mit Kapitel 3.4.

3.1 Klima

In Abbildung 3.1-1 sind die maximalen, mittleren und minimalen Lufttemperaturen der beiden Versuchsjahre sowie die Temperatursumme für die Open-Top-Kammern angegeben. Die Temperatursumme (kalkuliert mit einer Basis von 0 °C) lag für die Zeit von der Emergenz bis zur Ernte im Jahre 1998 bei 2046°. Im Jahre 1999 wurden für die zwei Bewässerungsstufen unterschiedliche Temperatursummen erzielt, da die Ernte der wassergestressten Pflanzen 11 Tage vor der der gut bewässerten lag. Die Werte betrugen 1874° (W-) bzw. 2064° (W+). Die Zeit von der Emergenz bis zur Ernte betrug im Jahre 1998 107 Tage und im Jahre 1999 95 Tage (W-) bzw. 106 Tage (W+).

Die Maximal- und die Minimalwerte der Lufttemperatur unterschieden sich in den beiden Versuchsjahren nicht wesentlich voneinander. Der Durchschnittswert für die gesamte Saison betrug im Jahre 1998 19,1 °C und lag damit etwas niedriger als 1999, als 19,5 °C (W+) bzw. 19,7 °C (W-) erreicht wurden.

Die in den zwei Versuchsjahren täglich in 10 cm Tiefe gemessenen Bodentemperaturen sind in den Abbildungen 3.1-2 und 3.1-3 dargestellt. Für 1998 ließen sich keinerlei Einflüsse der Behandlungen auf die Temperatur feststellen. Tabelle 3.1-1 enthält die Saisonmittelwerte für die einzelnen Behandlungen.

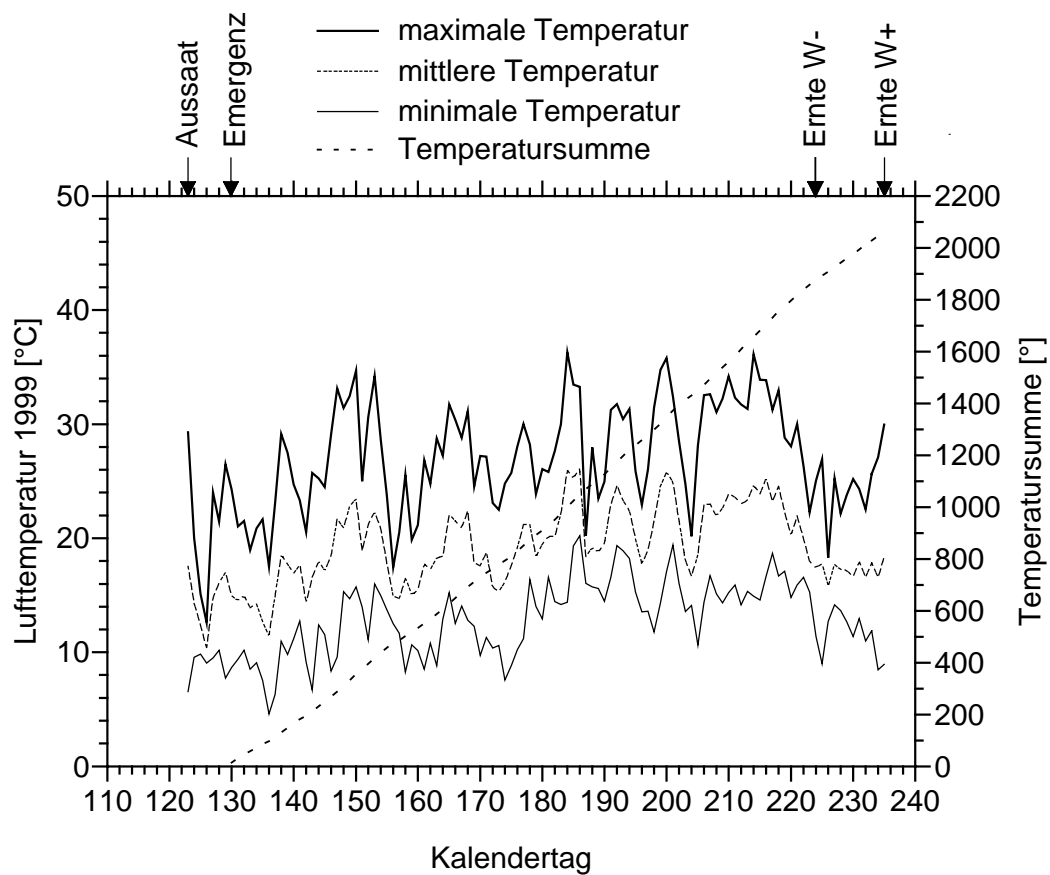
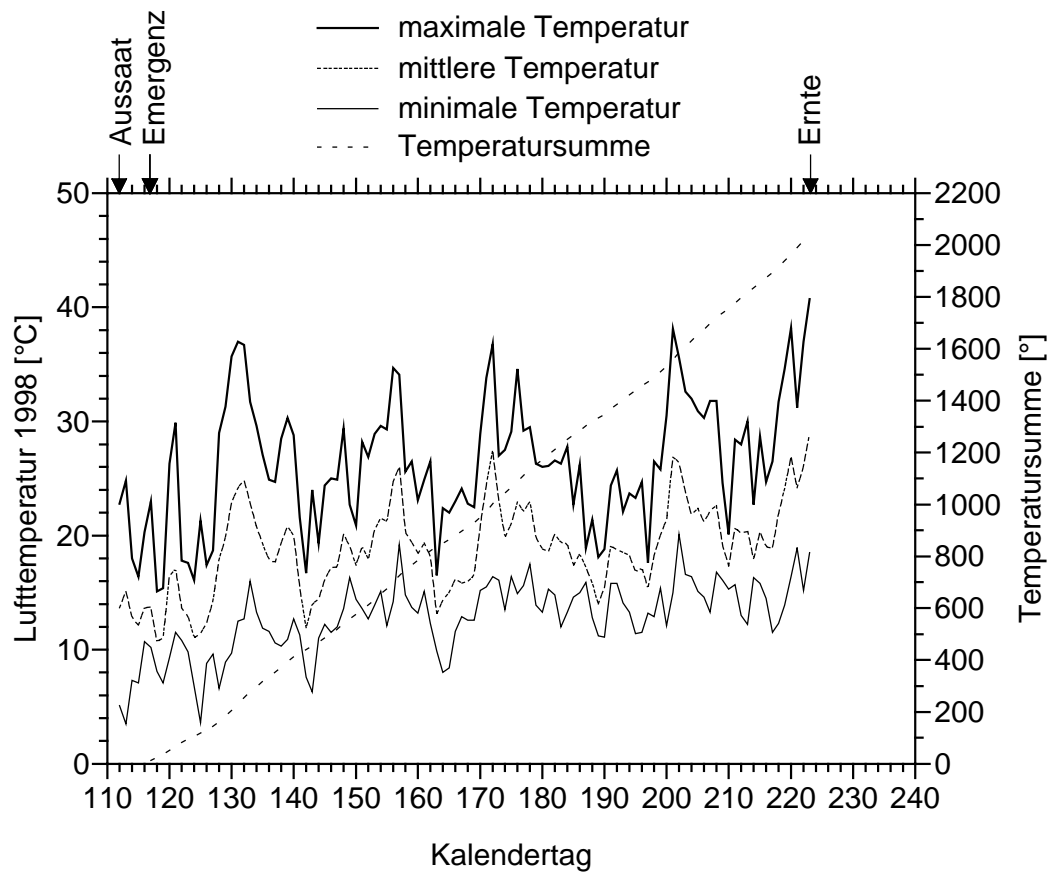


Abbildung 3.1-1: Lufttemperaturen in den Open-Top-Kammern in den Vegetationsperioden 1998 (oben) und 1999 (unten)

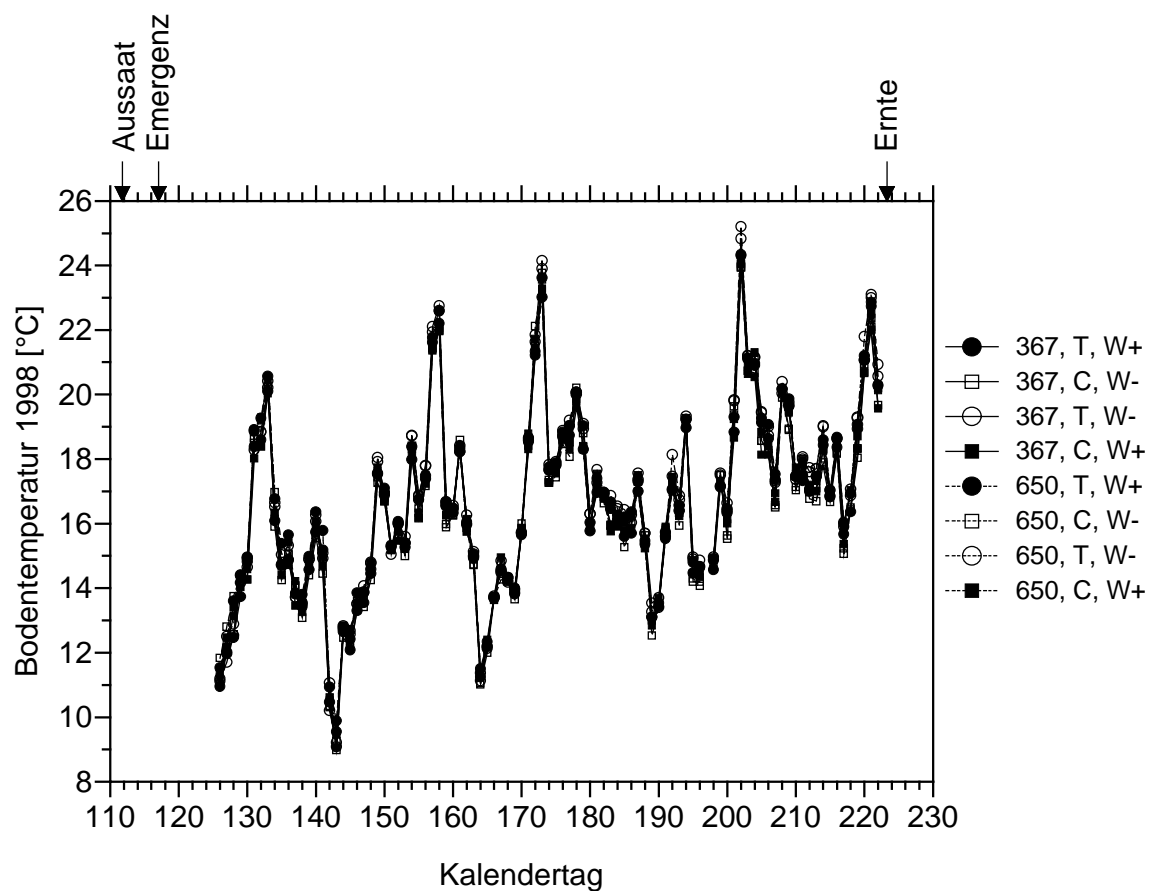


Abbildung 3.1-2: Bodentemperaturen in 10 cm Tiefe unter den Weizenbeständen in der Vegetationsperiode 1998. Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1.

Tabelle 3.1-1: Saisonale Mittel und Standardabweichung der Bodentemperatur im Jahre 1998

Behandlung ¹	Bodentemperatur [°C] Saisonmittelwerte	Standardabweichung
367, T, W+	16,62	2,90
367, C, W-	16,43	2,87
367, T, W-	16,79	2,99
367, C, W+	16,50	2,77
650, T, W+	16,74	2,83
650, C, W-	16,55	2,84
650, T, W-	16,87	2,97
650, C, W+	16,63	2,82

¹ Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1

Im Jahre 1999 trat in den wassergestreßten Behandlungen eine signifikante Erhöhung ($p=0,016$) der Bodentemperatur auf. Die Saisonmittelwerte (Tabelle 3.1-2) zeigen, daß dieser

Effekt in beiden CO₂-Konzentrationen in der ungefähr gleichen Größenordnung vorlag. Bei Betrachtung der Bodentemperatur im Saisonverlauf (Abbildung 3.1-3) ist zu sehen, daß die Erhöhung unter Wasserstreß in der Zeit von Kalendertag 164 bis 172 sowie Kalendertag 207 bis 224 besonders ausgeprägt war. Diese Zeiträume lagen im Bereich des zweiten sowie des dritten Wasserstreß-Zyklus.

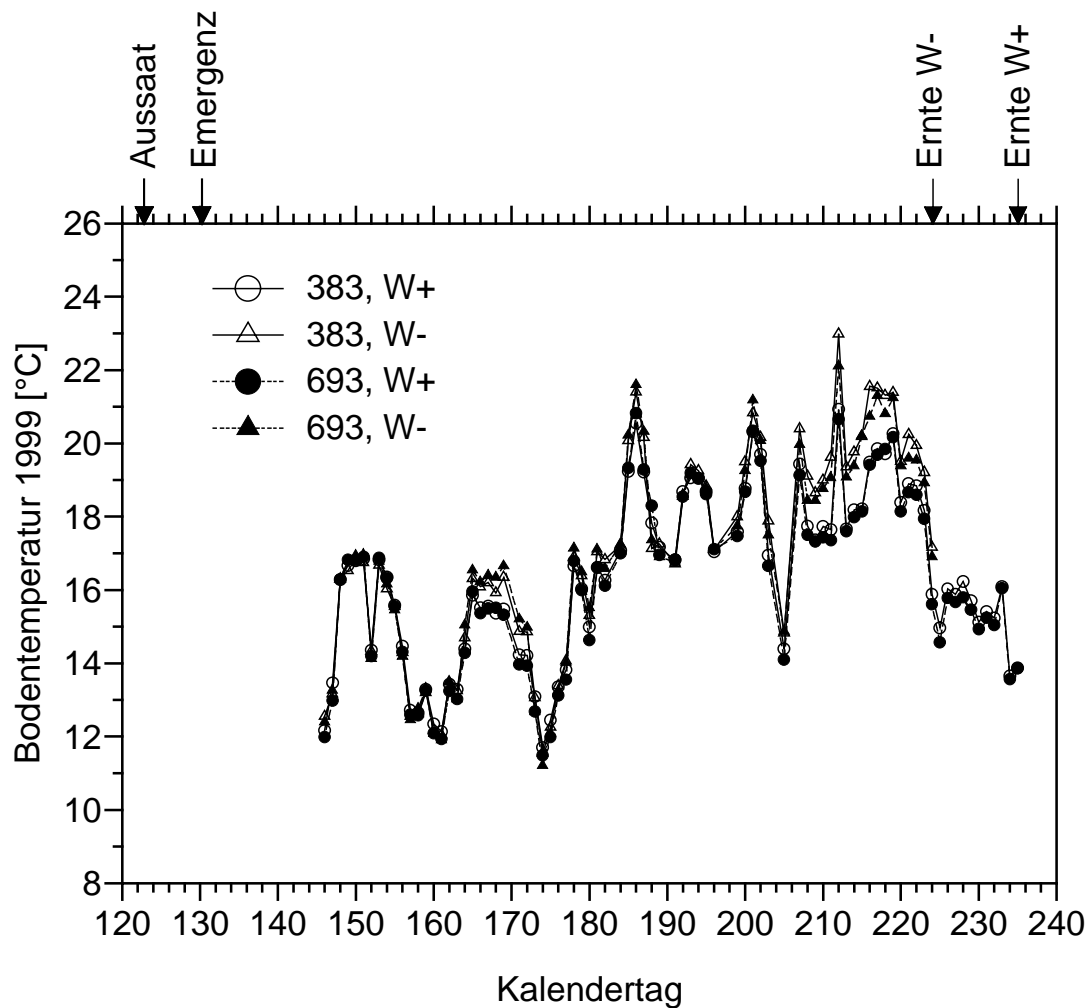


Abbildung 3.1-3: Bodentemperaturen in 10 cm Tiefe unter den Weizenbeständen in der Vegetationsperiode 1999. Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1.

Tabelle 3.1-2: Saisonale Mittel und Standardabweichung der Bodentemperatur im Jahre 1999

Behandlung ¹	Bodentemperatur [°C] Saisonmittelwerte	Standardabweichung
383, W+	16,34	2,32
383, W-	17,03	2,86
693, W+	16,21	2,38
693, W-	16,94	2,78

¹ Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; Wasserstreß bewirkte eine signifikante ($p=0,016$) Erhöhung der Temperatur.

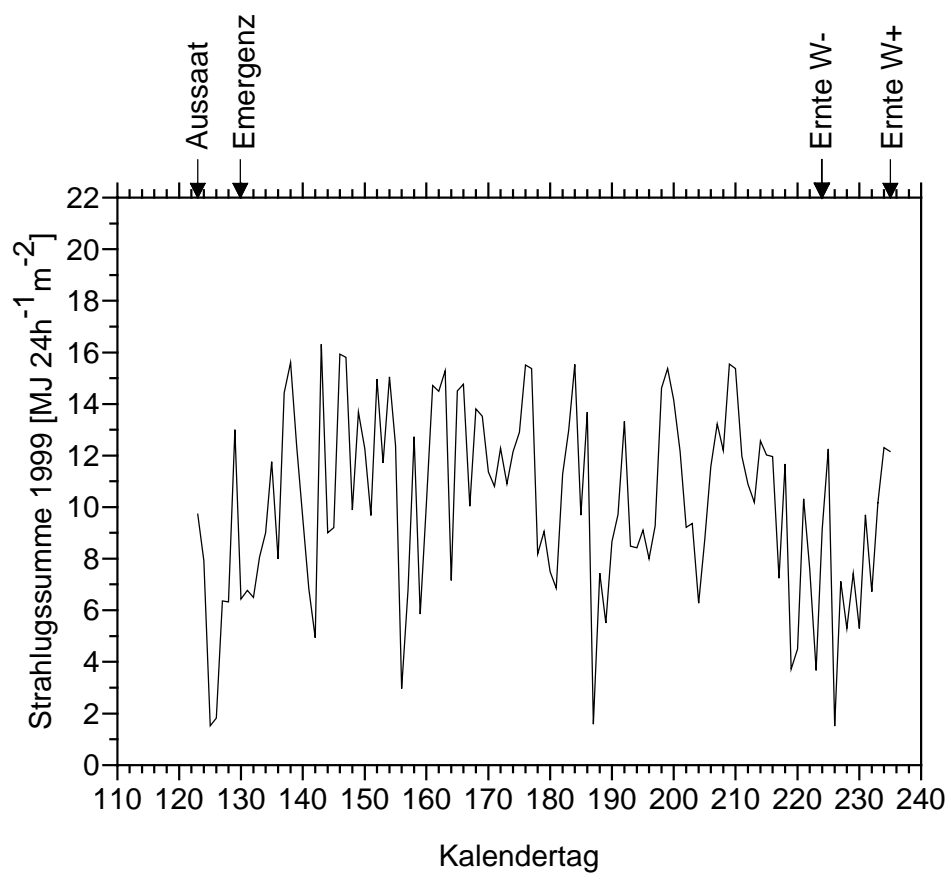
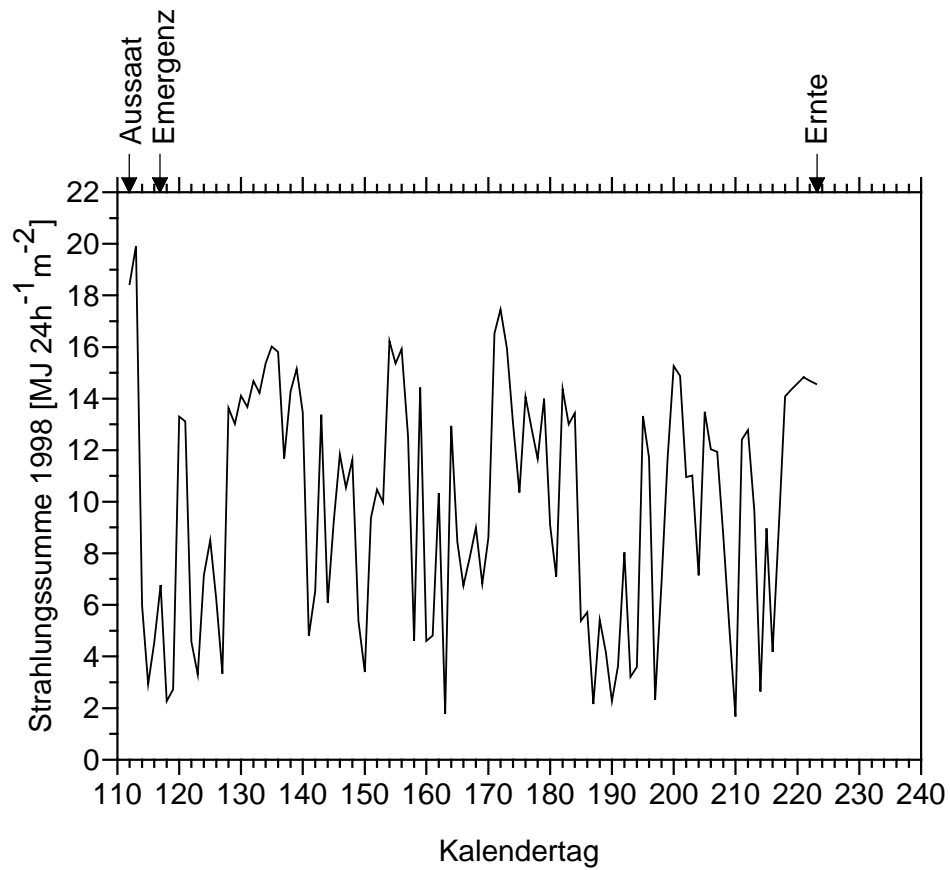


Abbildung 3.1-4: Tägliche in den Open-Top-Kammern gemessene Strahlungssummen für die Vegetationsperioden 1998 (oben) und 1999 (unten)

Die Werte für die Globalstrahlung wurden in beiden Versuchsjahren innerhalb der Open-Top-Kammern gemessen. Im Vergleich mit Daten aus dem freien Feld zeigten sich in den Kammern deutlich niedrigere Werte, da die Folienbespannung der Kammern bis zu 40 % der einfallenden Strahlung absorbierte. Abbildung 3.1-4 zeigt die täglichen Strahlungssummen für die Wachstumsphase der Weizenpflanzen. Im Vergleich der beiden Versuchsjahre war 1999 durch geringfügig erhöhte Strahlungswerte gegenüber 1998 gekennzeichnet. So lag die durchschnittliche tägliche Strahlungssumme 1999 bei $10,2 \text{ MJ } 24\text{h}^{-1} \text{ m}^{-2}$ (W+) bzw. $10,4 \text{ MJ } 24\text{h}^{-1} \text{ m}^{-2}$ (W-), wohingegen 1998 $9,9 \text{ MJ } 24\text{h}^{-1} \text{ m}^{-2}$ erreicht wurden.

3.2 CO₂-Exposition

Die zwei angestrebten CO₂-Konzentrationen für die Vegetationsphasen der Pflanzen waren die der Umgebungsluft sowie $680 \mu\text{mol mol}^{-1}$. Die tatsächlich erzielten durchschnittlichen CO₂-Konzentrationen jedes Tages in den sechs während des Experiments verwendeten Open-Top-Kammern für beide Versuchsjahre sind in Abbildung 3.2-1 dargestellt. Die Mittelwerte für die gesamte Saison lagen im Jahre 1998 bei $367 \mu\text{mol mol}^{-1}$ (Umgebungsluft) und bei $650 \mu\text{mol mol}^{-1}$ (erhöhtes CO₂). Im Jahre 1999 wurden $383 \mu\text{mol mol}^{-1}$ (Umgebungsluft) und $693 \mu\text{mol mol}^{-1}$ (erhöhtes CO₂) erreicht.

Im Jahre 1998 führte ein fehlerhaft arbeitendes Ventil am CO₂-Tank zu einer Unterbrechung der Kohlendioxid-Zudosierung, so daß in den Kammern mit eigentlich erhöhtem CO₂ am 11. und 12. Mai (Kalendertag 131 und 132) nur die Konzentrationen der Umgebungsluft erreicht wurden. Für die hohen CO₂-Konzentrationen in einer Kammer mit Umgebungsluft (Kalendertage 142-154) sowie die niedrigen Konzentrationen in zwei der Kammern mit eigentlich erhöhtem CO₂ im selben Zeitraum gibt es keine eindeutige Erklärung. Es kann lediglich ausgeschlossen werden, daß Kohlendioxid versehentlich in die Umgebungsluft-Kammer gelangte. Wahrscheinlich war ein Problem mit der Datenerfassung die Ursache, so daß den betroffenen Kammern die CO₂-Konzentrationen anderer Kammern bei der Datenspeicherung zugerechnet wurden.

1999 war die Kohlendioxid-Zudosierung am 13. und 14. Juni (Kalendertag 164 und 165) aufgrund technischer Probleme unterbrochen. Dadurch wurde an diesen Tagen in allen Kammern lediglich die CO₂-Konzentration der Umgebungsluft erzielt.

Bei Betrachtung der CO₂-Konzentrationen im Tagesverlauf (Abbildung 3.2-2) sind die höheren Nacht- und die niedrigeren Tageswerte deutlich zu unterscheiden.

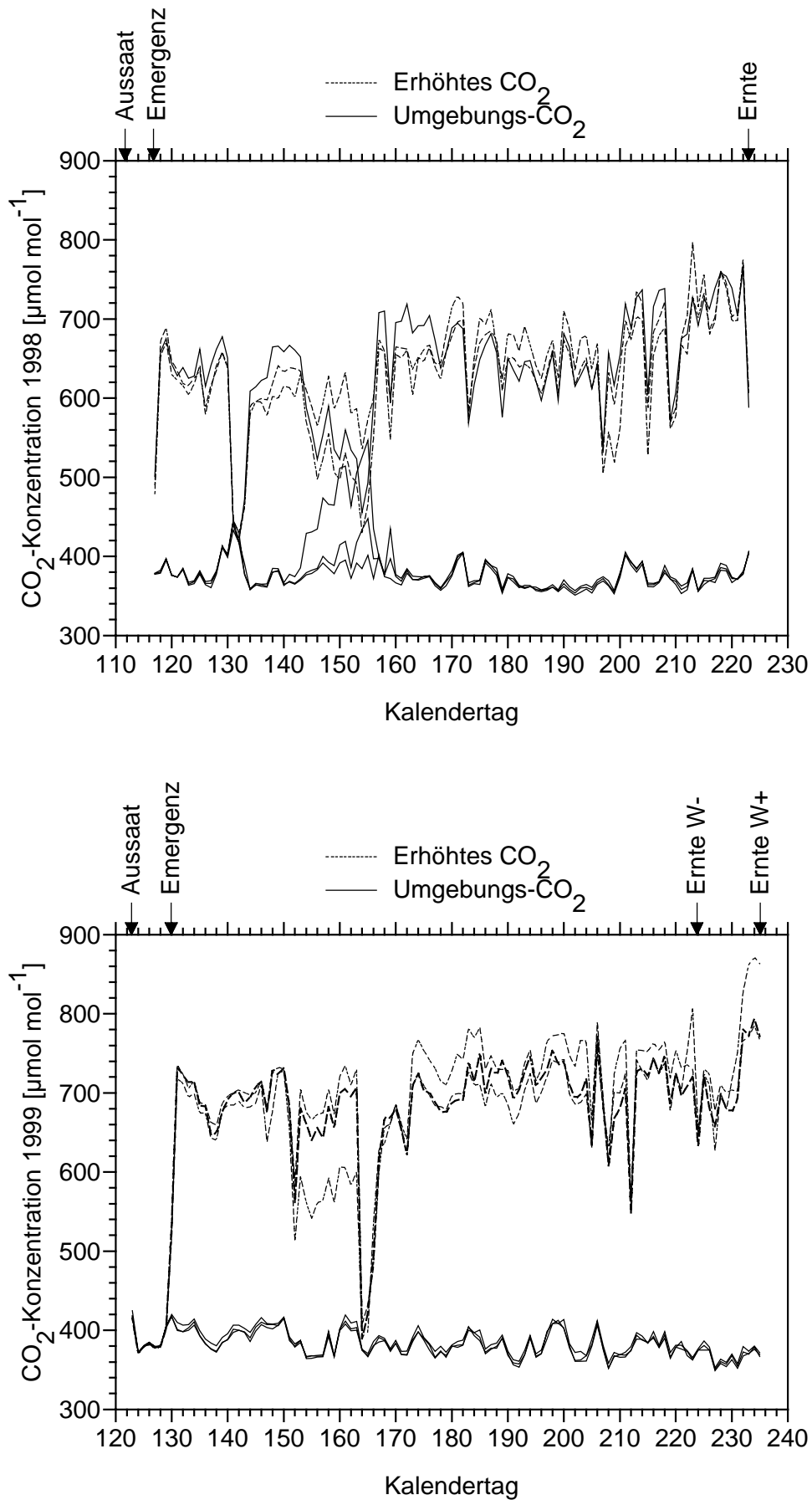


Abbildung 3.2-1: Tagesmittelwerte der CO₂-Konzentrationen für alle sechs Kammern in den Vegetationsperioden 1998 (oben) und 1999 (unten)

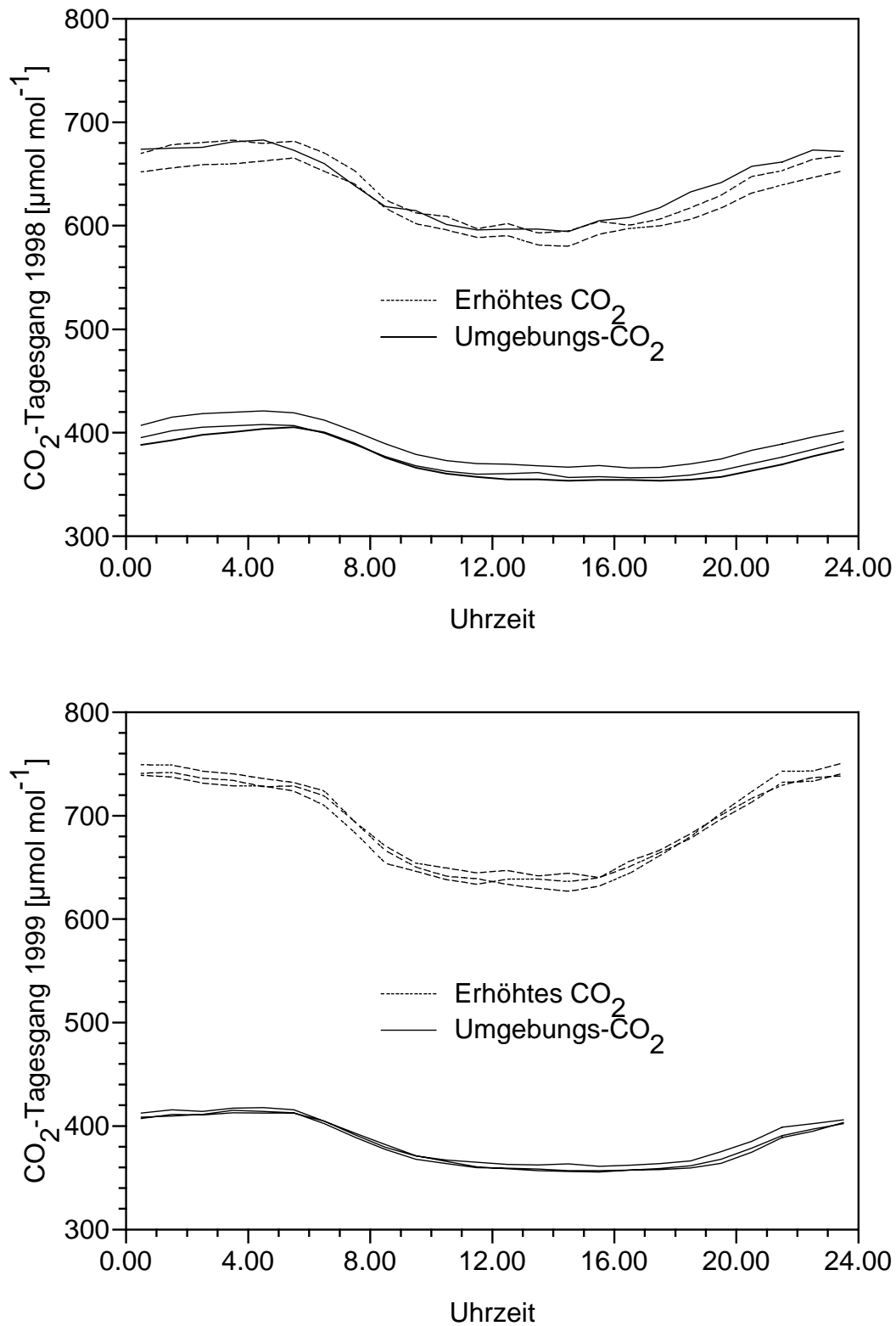


Abbildung 3.2-2: Über die Saison gemittelte Tagesgänge der CO₂-Konzentrationen in den Open-Top-Kammern in den Vegetationsperioden 1998 (oben) und 1999 (unten)

3.3 Bodenwasser

Abbildung 3.3-1 zeigt die Menge an pflanzenverfügbarem Bodenwasser im Jahre 1998. Die Kurvenverläufe spiegeln deutlich das Muster der Wassergaben wider. Mit Erreichen des Wachstumsstadiums 31 (Tottman & Broad, 1987) an Kalendertag 149 erhielten die wassergestreßten Behandlungen ungefähr die halbe Gießmenge der gut bewässerten. Ab diesem Zeitpunkt laufen auch die Kurven der unterschiedlichen Bewässerungsstufen auseinander, und im weiteren Saisonverlauf war die Menge an pflanzenverfügbarem Bodenwasser in den gestreßten Behandlungen um circa 50 % gegenüber den gut bewässerten reduziert.

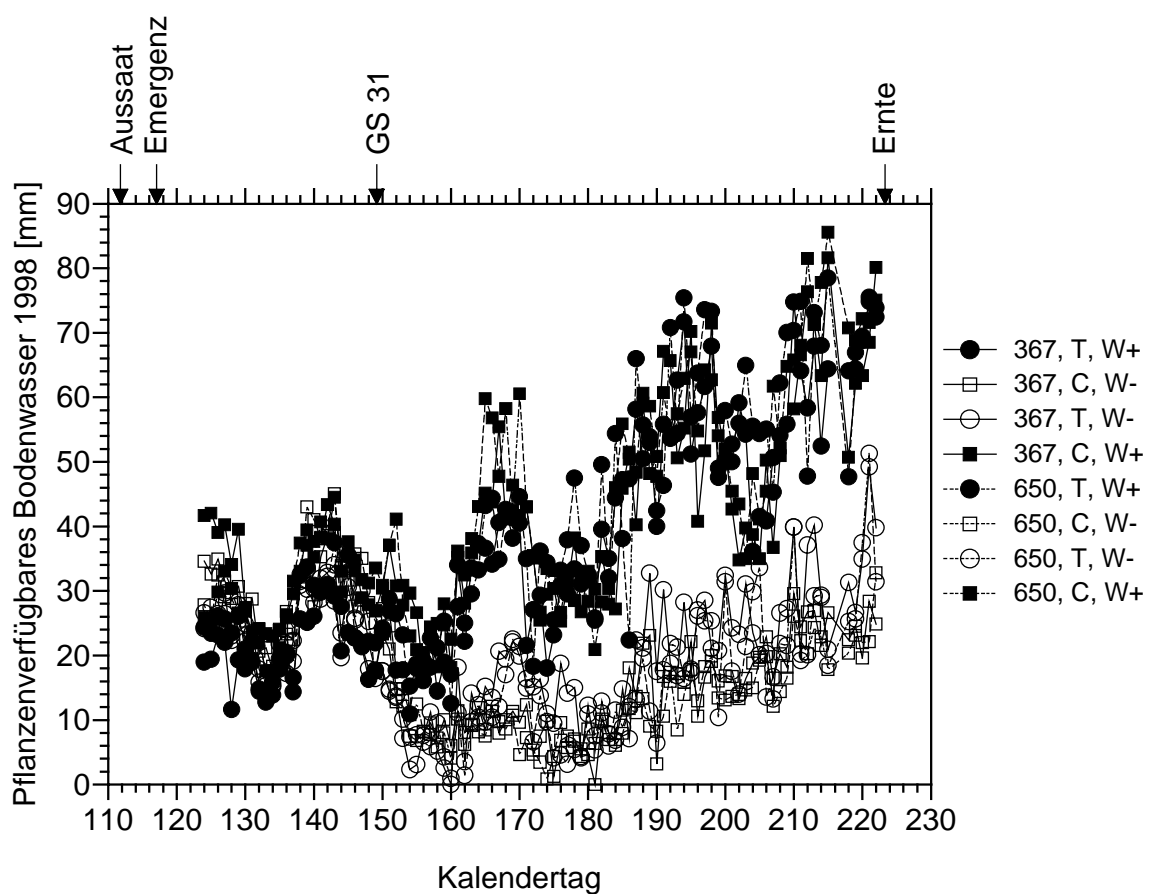


Abbildung 3.3-1: Menge des pflanzenverfügbaren Bodenwassers in der Vegetationsperiode 1998. GS 31: Beginn unterschiedlicher Bewässerung (W+ und W-). Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1.

Die Bodenwasserpotentiale (Abbildung 3.3-2), die mit jeweils einem Tensiometer pro Behandlung ermittelt wurden, zeigen für 1998 eine gute Trennung der Meßwerte in den beiden Bewässerungen ab Tag 160. Die Unterbrechungen in den Kurven zeigen Tage an, an denen Tensiometer ausgelaufen waren und neu befüllt werden mußten und somit kein Meßwert aufgenommen werden konnte.

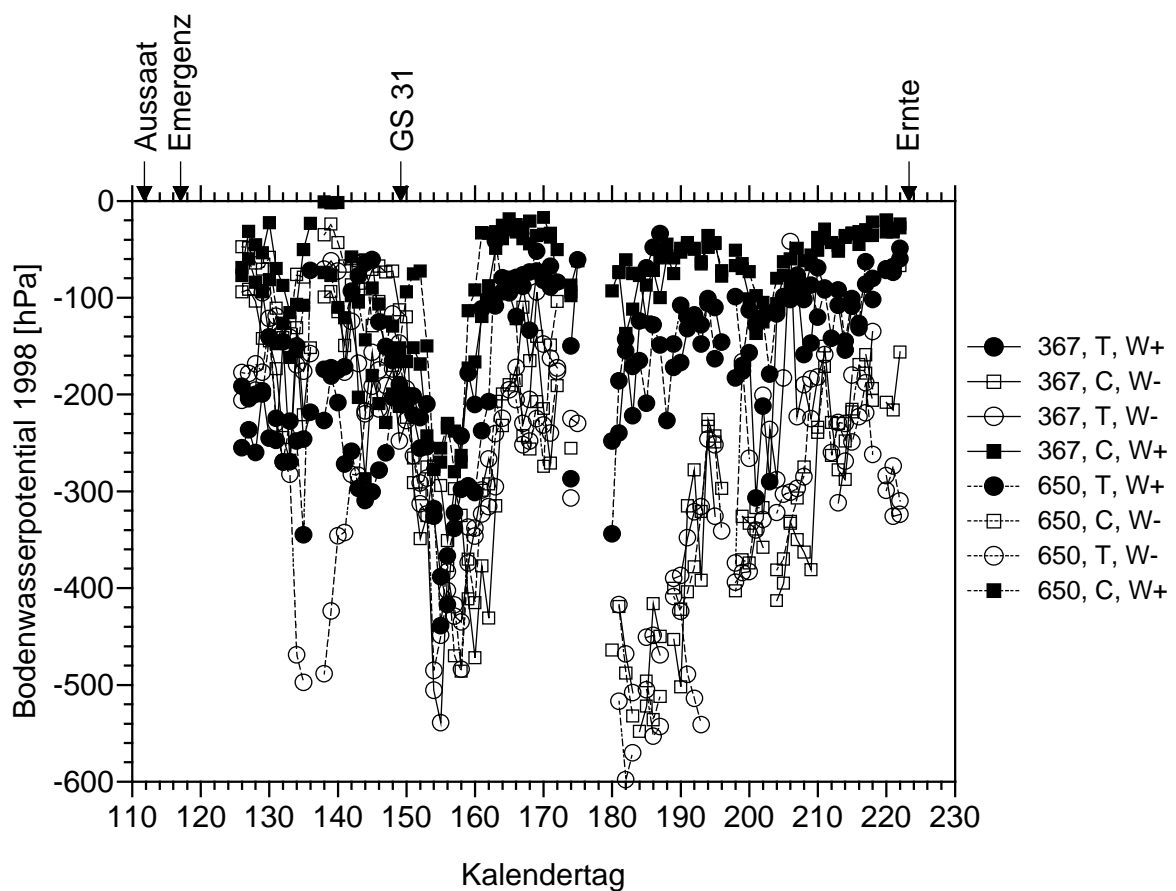


Abbildung 3.3-2: Bodenwasserpotentiale 1998, bestimmt mit Tensiometern. GS 31: Beginn unterschiedlicher Bewässerung (W+ und W-). Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1.

Im Jahre 1999 (Abbildung 3.3-3) sind die drei Austrocknungszyklen des Bodens deutlich zu erkennen. Dadurch, daß in den gestreßten Behandlungen gar nicht gegossen wurde, konnte die Menge an pflanzenverfügbarem Bodenwasser auf nahezu null Millimeter absinken. Das Ende des dritten Zyklus fiel mit der Ernte der wassergestreßten Pflanzen zusammen. In den gut bewässerten Plots sank die Menge an pflanzenverfügbarem Bodenwasser im letzten Monat vor der Ernte langsam ab, da die im Reifeprozess befindlichen Pflanzen weniger Wasser benötigten und deshalb weniger stark bewässert wurden.

Die Matrixpotentiale (Abbildung 3.3-4), die lediglich in einer Kammer mittels Equitensiometern bestimmt wurden, zeigen deutlich die Verläufe der Austrocknungszyklen. An deren Ende wurden Werte von -452 kPa und -321 kPa erreicht.

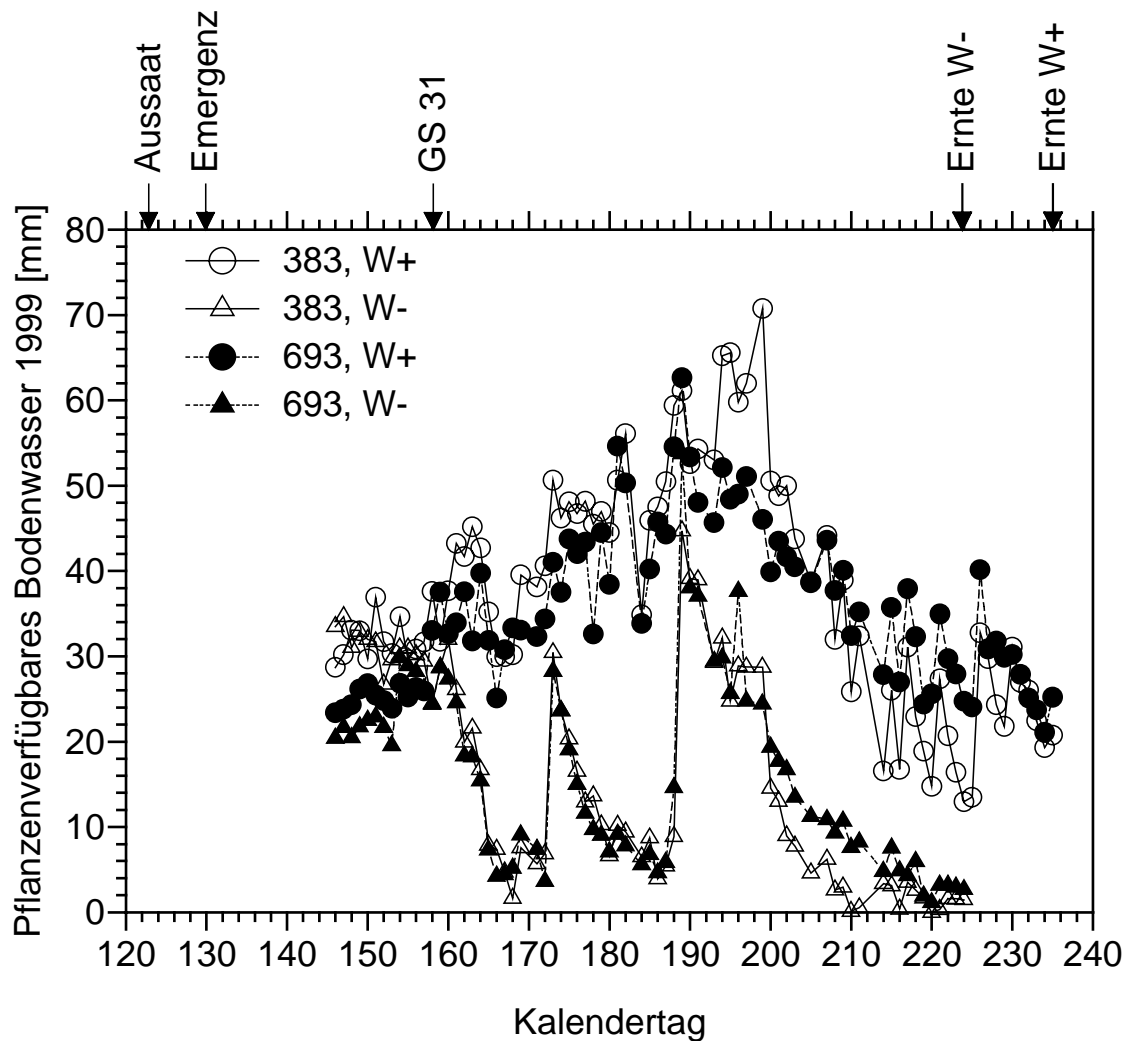


Abbildung 3.3-3: Menge des pflanzenverfügbaren Bodenwassers in der Vegetationsperiode 1999. GS 31: Beginn unterschiedlicher Bewässerung (W+ und W-). Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1.

Es kann festgestellt werden, daß es in beiden Versuchsjahren gelungen ist, die Menge an pflanzenverfügbarem Bodenwasser gemäß der vorgegebenen Behandlungen (W+ und W-) einzustellen. 1998 war die Behandlung der wassergestreßten Plots schwieriger und umständlicher als 1999. So mußte bei der Kalkulation der Gießmenge anhand der TDR-Werte das Klima im Tagesverlauf berücksichtigt werden. Desweiteren konnte auch nicht -um einen um 50 % reduzierten Bodenwassergehalt zu erhalten- genau die Hälfte des Wassers in der gestreßten Behandlung gegeben werden, die der benachbarte gut bewässerte Topf erhalten hatte. Es war erforderlich, für jeden einzelnen Topf ein Klima- und Standortabhängiges Bewässerungsmuster zu erstellen.

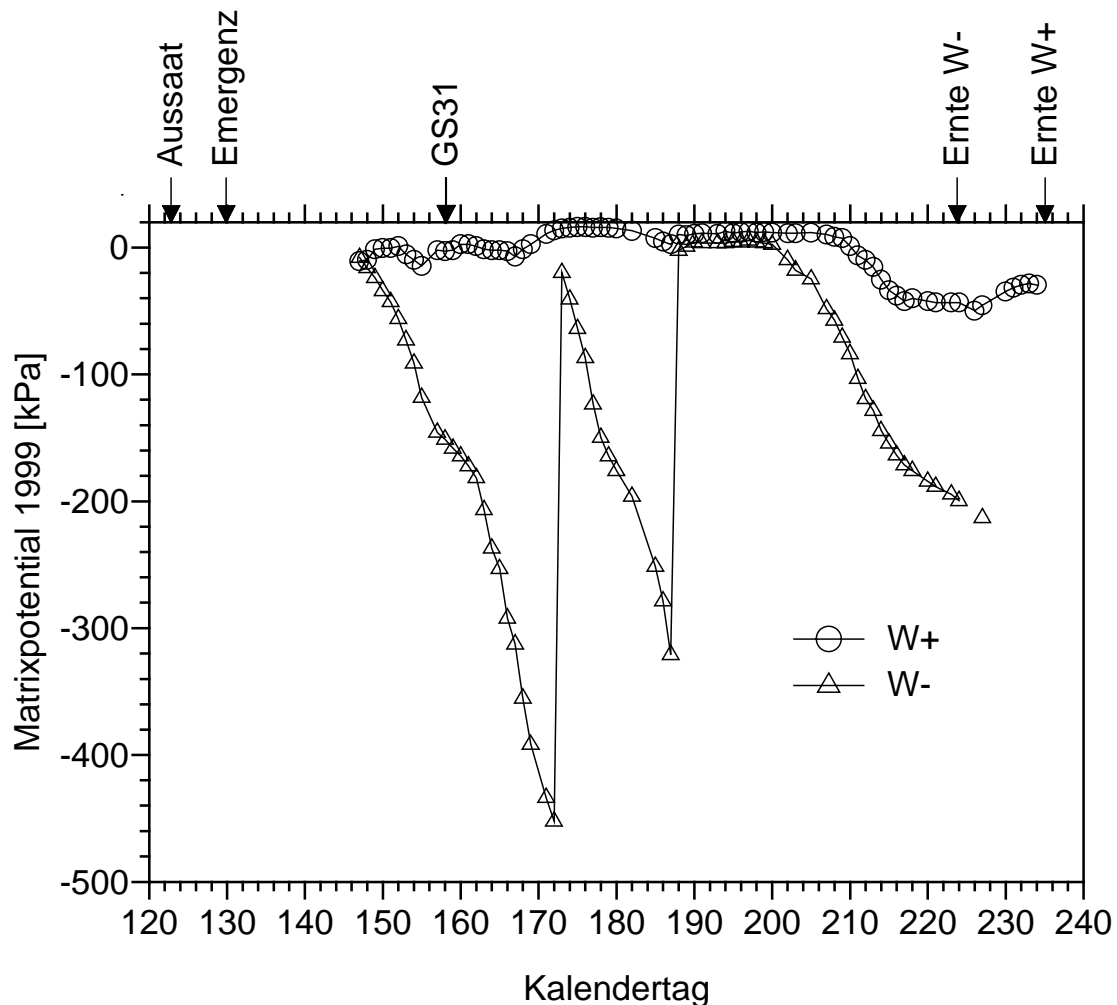


Abbildung 3.3-4: Matrixpotentiale einer Kammer 1999. Die unterschiedlichen Bewässerungsstufen (W+ und W-) begannen einen Tag nach Erreichen des Stadiums 31 (Tottman & Broad, 1987), am 8. Juni 1999 (Kalendertag 159).

3.4 Phänologie

Abbildung 3.4-1 stellt für die Versuchsjahre 1998 und 1999 die anhand des Dezimalcodes von Tottman und Broad (1987) ermittelten Wachstumsstadien der Weizenpflanzen im Saisonverlauf dar. 1998 traten durch die Behandlungen hervorgerufene Effekte kaum auf. Erhöhtes CO_2 (gestrichelte Linien) wirkte sich lediglich in der Zeit von der Streckungsphase des Stengels bis zum Beginn der Anthese (ca. Tag 162 bis 166) aus und führte zu einer geringfügig beschleunigten Entwicklung in diesem Zeitraum. Während der letzten Phase der Kornfüllung (ca. Tag 188 bis 195) entwickelten sich die Pflanzen der gut bewässerten Behandlungen (ausgefüllte Symbole) anscheinend ein wenig langsamer. Die Erntereife, das Stadium 92, wurde von allen Behandlungen am 28. Juli 1998, 97 Tage nach der Aussaat, erreicht.

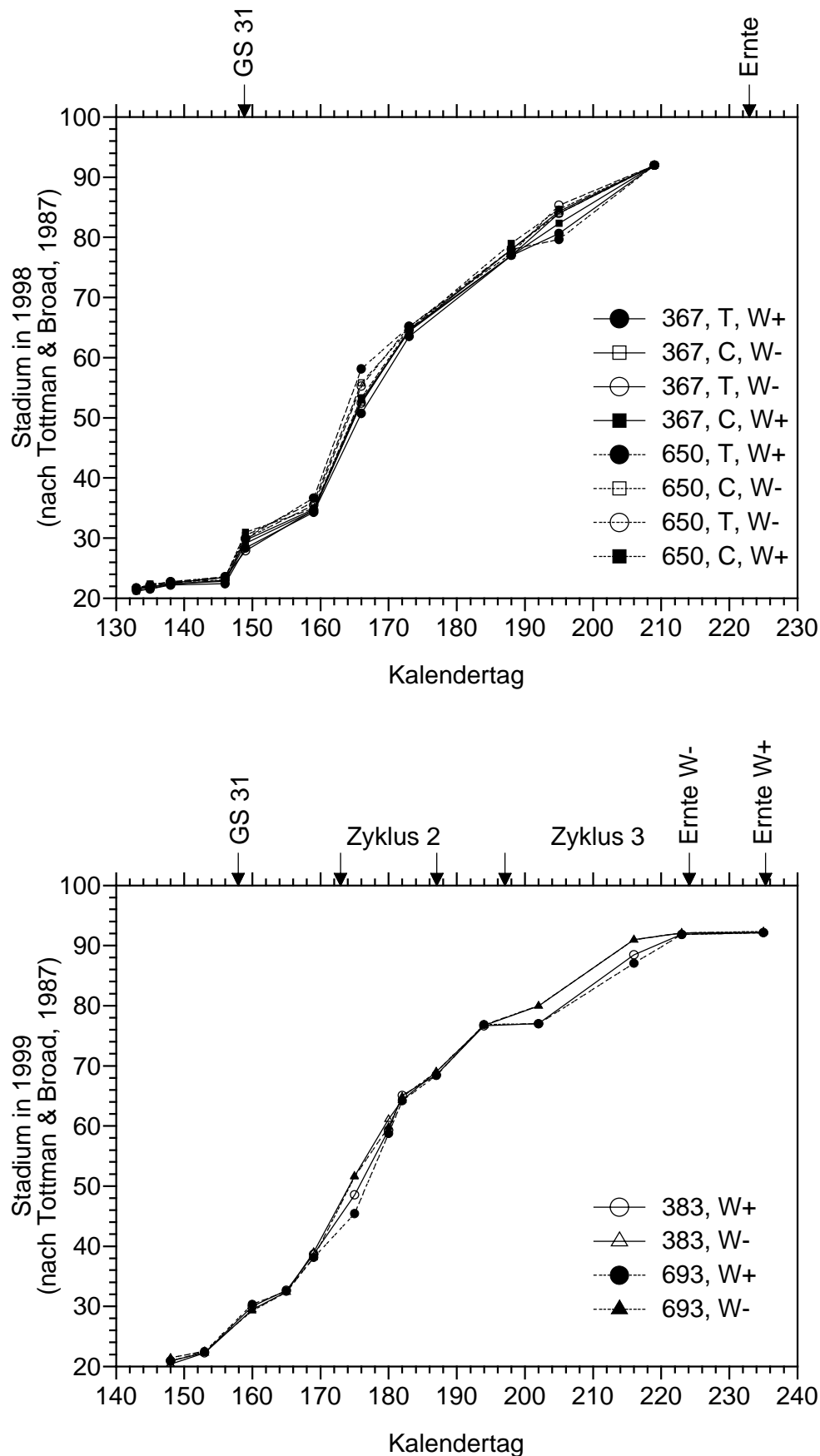


Abbildung 3.4-1: Entwicklung der Weizenpflanzen in den verschiedenen Behandlungen in 1998 (oben) und 1999 (unten). Für 1999 sind Anfang und Ende des zweiten und dritten Austrocknungszyklus angegeben. GS 31: Beginn unterschiedlicher Bewässerung (W+ und W-). Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1.

Im Jahre 1999 (Abbildung 3.4-1, unten) konnte kein Effekt durch erhöhtes CO₂ auf die Entwicklung des Weizens beobachtet werden. Im Gegensatz zu 1998 trat eine beschleunigte Entwicklung in den wassergestreßten Plots (dreieckige Symbole) auf. Dies war besonders deutlich in den Phasen des zweiten (Kalendertag 173 bis 187) und dritten (Kalendertag 197 bis 224) Trocknungszyklus der Fall. Die Erntereife erreichten die Pflanzen in den wassergestreßten Plots 11 Tage vor den gut bewässerten Pflanzen. Die Zeit von der Aussaat bis zur Erntereife betrug 100 Tage bei Wasserstreß beziehungsweise 111 Tage bei guter Wasserversorgung.

3.5 Nicht destruktive Erhebungen zur Bestandesentwicklung

3.5.1 Lichtinterzeption

Die Daten für die Lichtinterzeption zeigten in der zweiten Hälfte der Aufnahmephase des Jahres 1998 deutliche Schwankungen zwischen den einzelnen Meßtagen. Nichtsdestotrotz sind klare Einflüsse der verschiedenen Parameter auf die gemessenen Lichtinterzeptionen auszumachen. Erhöhte atmosphärische CO₂-Konzentrationen resultierten an den Meßtagen 148, 162, 174 sowie 189 in statistisch signifikant gesteigerten Werten, das heißt weniger photosynthetisch aktive Strahlung vermochte den Bestand zu durchdringen (Tabelle 3.5-1, Abbildung 3.5-1).

Wasserstreß dagegen erniedrigte die gemessenen Werte. Diese Reduktion konnte erstmals statistisch abgesichert an Tag 162 beobachtet werden. Bis zur letzten Messung an Tag 202 blieb diese geringere Absorption von photosynthetisch aktiver Strahlung durch die Bestände bestehen und war trotz der zum Teil großen Standardabweichungen signifikant.

Die verschiedenen Bodentypen hatten nur teilweise signifikanten Einfluß auf die Lichtinterzeption. An den Tagen 148, 162 und 189 waren höhere Werte, also eine geringere Durchlässigkeit, in den auf Cambisol wachsenden Beständen zu beobachten.

An Tag 162 konnte eine Interaktion zwischen den Faktoren Bewässerung und Bodentyp durch die Varianzanalyse festgestellt werden (Tabelle 3.5-1). Die durch Wasserstreß verursachte Reduktion der Werte war bei den auf Tschernosem gewachsenen Beständen stärker ausgeprägt als bei den auf dem Cambisol gewachsenen. Die prozentualen Veränderungen betrugen beim Tschernosem -13,4 % (Umgebungsluft) und -9,3 % (erhöhtes CO₂), während sie beim Cambisol -2,1 % (Umgebungsluft) und -3,1 % (erhöhtes CO₂) ausmachten.

Im Jahre 1999 hatte die CO₂-Konzentration an keinem der Meßtage einen statistisch signifikanten Einfluß auf die Lichtinterzeption (Tabelle 3.5-2, Abbildung 3.5-1).

Wassermangel resultierte im Zeitraum von Tag 182 bis 217 in einer erniedrigten Lichtinterzeption. Signifikant war diese Änderung jedoch nur an den Tagen 182, 210 und 217. Die starken Schwankungen in den Werten zwischen den einzelnen Meßtagen, die 1998 beobachtet wurden, traten 1999 nicht auf, wahrscheinlich wegen der gegenüber 1998 verbesserten Methodik (Bestimmung mit dem LiCor LAI 2000).

Tabelle 3.5-1: Ergebnisse der Varianzanalyse für die Lichtinterzeption 1998

Kalendertag	CO ₂	H ₂ O	Bodentyp	CO ₂ *H ₂ O	CO ₂ * Bodentyp	H ₂ O* Bodentyp	CO ₂ *H ₂ O* Bodentyp
148	0,029	ns	0,028	ns	ns	ns	ns
154	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
162	0,032	<0,001	<0,001	ns	ns	<0,001	ns
174	0,002	<0,001	ns	ns	ns	ns	ns
184	ns	0,005	ns	ns	ns	ns	ns
189	0,035	<0,001	0,030	ns	ns	ns	ns
195	ns	0,001	ns	ns	ns	ns	ns
202	ns	0,003	ns	ns	ns	ns	ns

ns = nicht signifikant

Tabelle 3.5-2: Ergebnisse der Varianzanalyse für die Lichtinterzeption 1999

Kalendertag	CO ₂	H ₂ O	CO ₂ *H ₂ O
159	ns	ns	ns
168	ns	ns	ns
175	ns	ns	ns
182	ns	0,024	ns
196	ns	ns	ns
203	ns	ns	ns
210	ns	0,014	ns
217	ns	0,009	ns
224	ns	nb	nb
231	ns	nb	nb

ns = nicht signifikant; nb = nicht bestimmbar, da an Kalendertag 224 die wassergestreßten Pflanzen geerntet wurden.

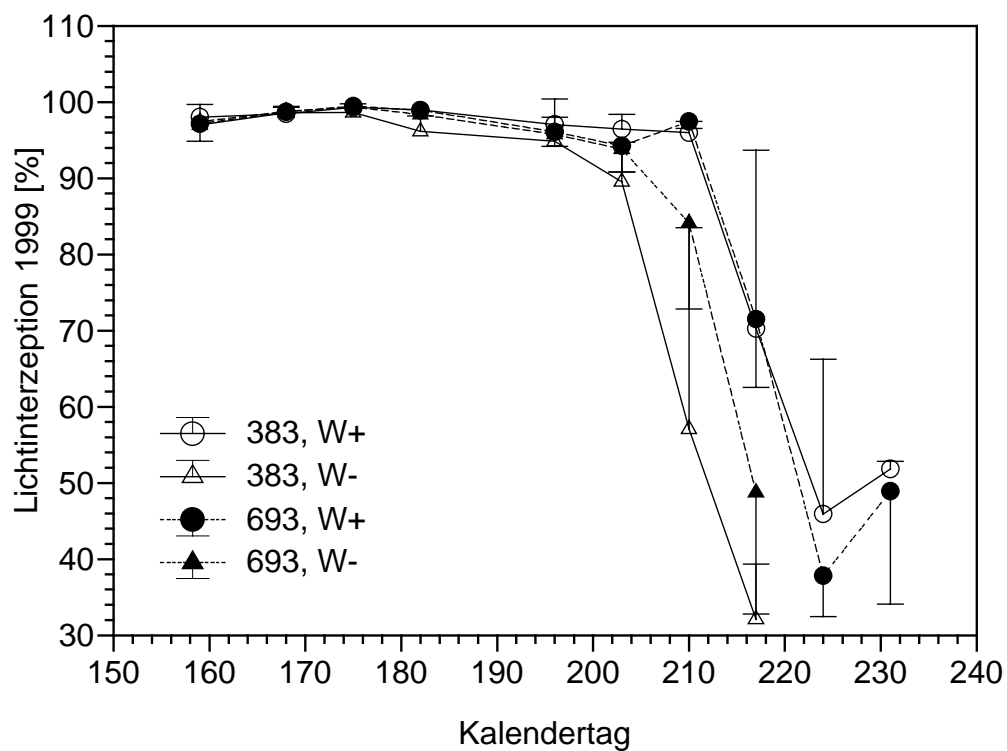
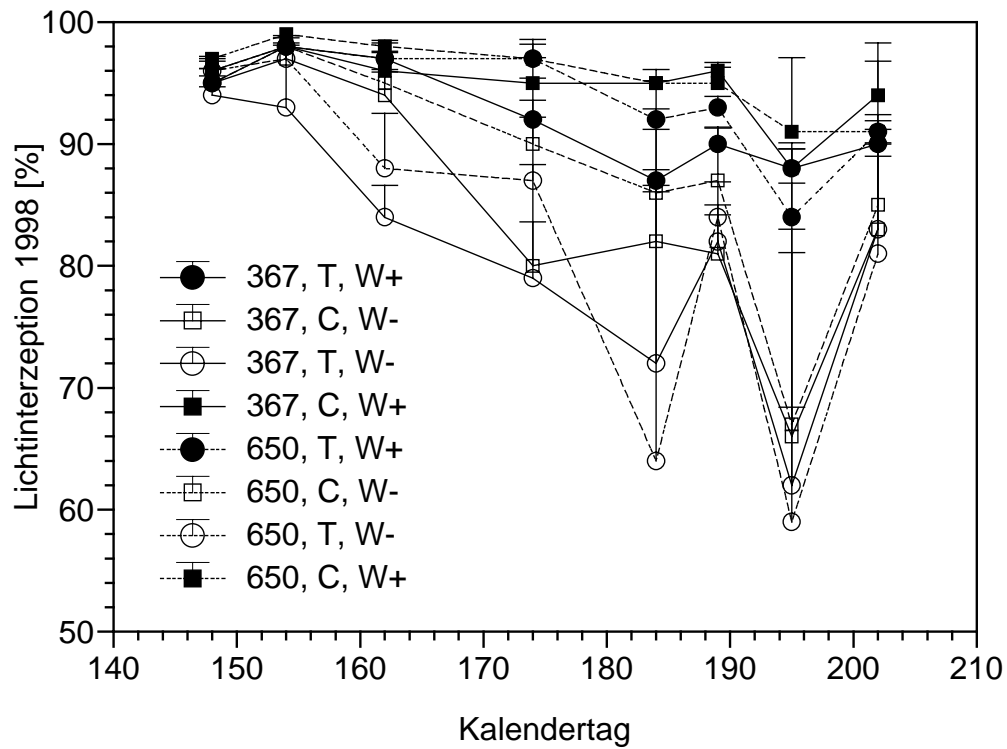


Abbildung 3.5-1: Lichtinterzeption der bepflanzten Flächen 1998 (oben) und 1999 (unten). Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1.

3.5.2 Blattflächenindex

Im Jahre 1998 wurde der Blattflächenindex lediglich einmal destruktiv zum Zeitpunkt der ersten Ernte am Kalendertag 176 bzw. 177 ermittelt, als die Pflanzen das Stadium 65 erreicht hatten (Anthese zur Hälfte abgeschlossen). Die Erhöhung der CO₂-Konzentration hatte keinerlei statistisch signifikanten Einfluß auf den Blattflächenindex (Tabelle 3.5-3, Abbildung 3.5-2). Als Trend ist im Mittel aller Behandlungen eine leichte Zunahme von 6,6 % in erhöhtem CO₂ auszumachen, wobei die Zunahme unter Wassermangel mit 17,0 % deutlich stärker ausfiel als unter guter Wasserversorgung (+2,2 %). Dabei ist allerdings auch zu berücksichtigen, daß auf dem Cambisol bei guter Bewässerung ein negativer CO₂-Effekt auftrat.

Die Bewässerung der Pflanzen beeinflusste den Blattflächenindex höchst signifikant. Wasserstreß führte zu einer Reduktion von 54,9 %. Diese Reduktion war unter Umgebungsluft etwas stärker ausgeprägt (-58,0 %) als dies unter erhöhtem CO₂ der Fall war (-51,9 %).

Ebenfalls höchst signifikant war die durch die zwei Bodentypen bewirkte Änderung des Blattflächenindex. Durchschnittlich um 23,3 % waren die Werte in den Cambisol-Behandlungen erhöht. Dieser positive Einfluß war in Umgebungsluft mit 29,5 % stärker als unter erhöhtem CO₂ (+17,9 %). Auch konnten signifikante Interaktionen zwischen der Wasserversorgung und dem Bodentyp sowie zwischen der CO₂-Konzentration, der Wasserversorgung und dem Bodentyp ermittelt werden.

Im Jahre 1999 wurde der Blattflächenindex destruktiv an den Ernten eins bis drei sowie nicht destruktiv in der gesamten Phase der Saison, in der die Pflanzen grüne Blätter hatten, bestimmt. Es zeigt sich unabhängig von der Art der Bestimmung kein signifikanter Effekt (Tabelle 3.5-4) durch erhöhtes CO₂. An den drei Erntezeitpunkten (Abbildung 3.5-3) war der Blattflächenindex zum Teil gesteigert und teilweise erniedrigt. Gleiches gilt für die nicht destruktive Bestimmung, welche einen größeren Teil der Vegetationsperiode abdeckte (Abbildung 3.5-3). Hier ist der Trend erkennbar, daß erhöhtes CO₂ bei gleichzeitigem Wasserstreß tendenziell den Blattflächenindex erhöhte.

An allen drei Ernten führte Wasserstreß zu einer Reduktion des Blattflächenindex. Statistisch signifikant (Tabelle 3.5-4) war diese Abnahme jedoch nur an Tag 194, dem Termin der dritten Ernte. Auch die maximalen Werte waren durch Wassermangel erniedrigt. So betrug der höchste Wert unter guter Wasserversorgung 8,6 (gemessen an Kalendertag 175), während unter Wasserstreß maximal 6,4 erreicht wurden. Der Unterschied der Maximalwerte war bei der nicht destruktiven Bestimmung mit 6,5 (W+) und 6,2 (W-) geringer. Ansonsten ist aber auch hier für die längere Beobachtungsperiode die Reduktion des Index unter Wasserstreß zu

erkennen. Statistisch signifikant (Tabelle 3.5-4) war der Effekt an den Tagen 182, 203, 210 sowie 217.

Tabelle 3.5-3: Ergebnisse der Varianzanalyse für den Blattflächenindex 1998

Kalendertag	CO ₂	H ₂ O	Bodentyp	CO ₂ *H ₂ O	CO ₂ * Bodentyp	H ₂ O* Bodentyp	CO ₂ *H ₂ O* Bodentyp
176/177	ns	<0,001	0,001	ns	ns	0,025	0,044

ns = nicht signifikant

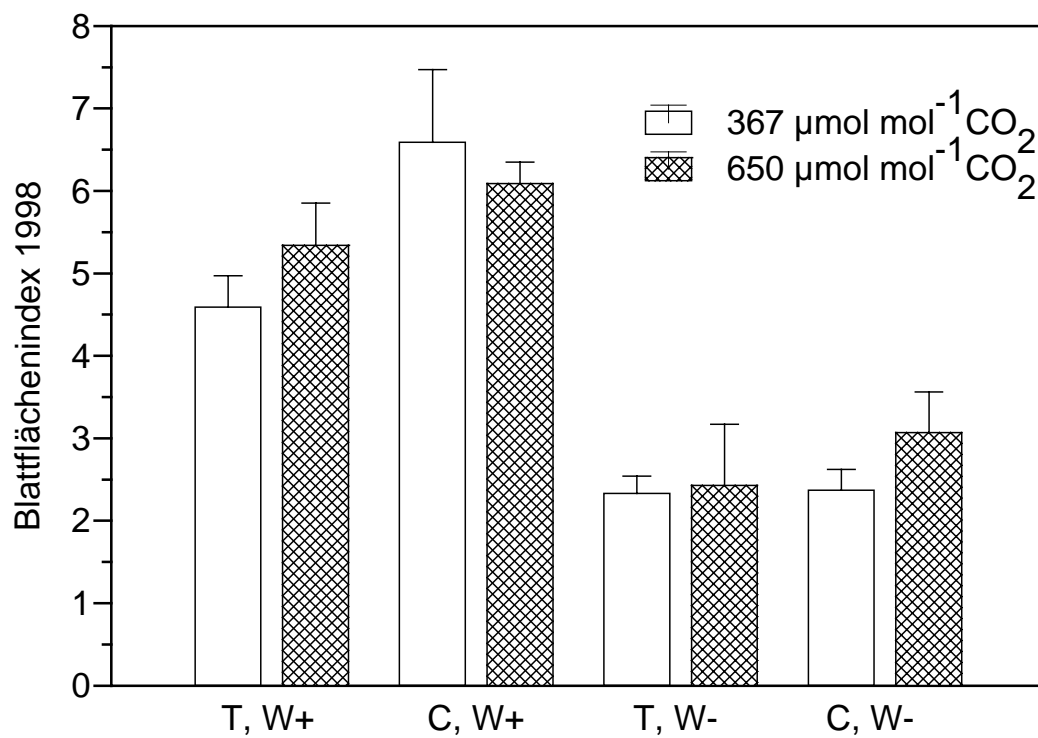


Abbildung 3.5-2: Blattflächenindex 1998 (destruktiv bestimmt an Kalendertag 176/177). T = Tschernosem, C = Cambisol, W+ = gut bewässert, W- = wassergestreßt.

Tabelle 3.5-4: Ergebnisse der Varianzanalyse für den Blattflächenindex 1999

Art der Bestimmung	Kalendertag	CO ₂	H ₂ O	CO ₂ *H ₂ O
destruktiv	175	ns	ns	ns
destruktiv	182-186	ns	ns	ns
destruktiv	194	ns	0,005	ns
nicht destruktiv	159	ns	ns	ns
nicht destruktiv	168	ns	ns	ns
nicht destruktiv	175	ns	ns	ns
nicht destruktiv	182	ns	0,003	ns
nicht destruktiv	196	ns	ns	ns
nicht destruktiv	203	ns	0,026	ns
nicht destruktiv	210	ns	<0,001	ns
nicht destruktiv	217	ns	0,040	ns
nicht destruktiv	224	ns	nb	nb
nicht destruktiv	231	ns	nb	nb

ns = nicht signifikant; nb = nicht bestimmbar, da an Kalendertag 224 die wassergestreßten Pflanzen geerntet wurden.

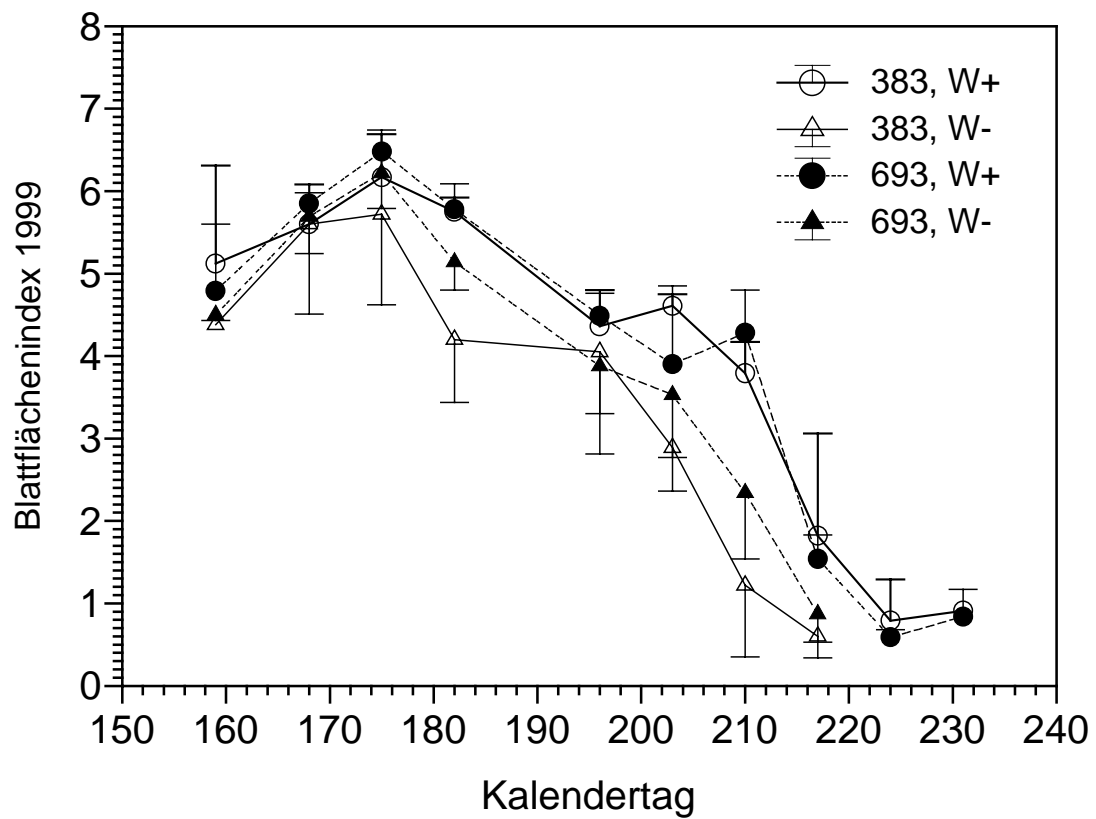
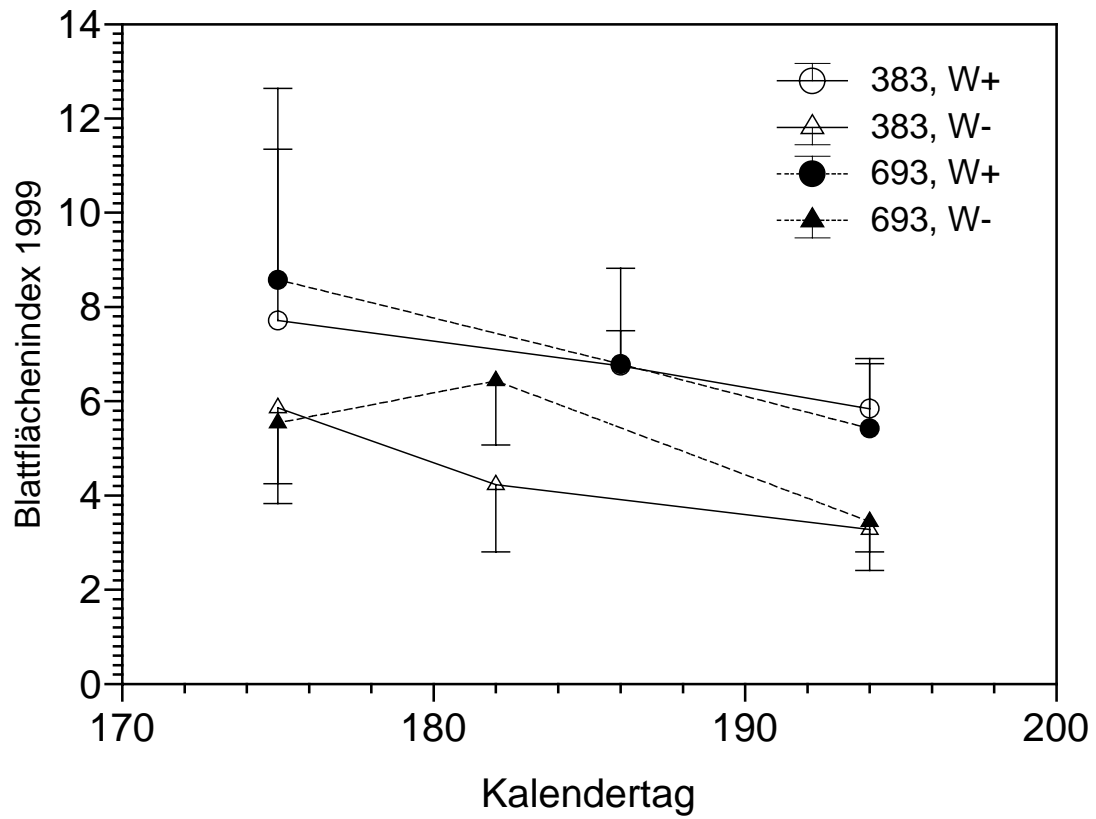


Abbildung 3.5-3: Destruktiv bestimmter (oben) und nicht destruktiv bestimmter (unten) Blattflächenindex im Jahre 1999. Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1.

3.5.3 SPAD-Messungen

Erhöhtes CO₂ führte 1998 ungefähr ab Tag 184 zu einer Reduktion der SPAD-Werte, die bis hierhin in allen Behandlungen sehr ähnlich waren. An Meßtag 188 war ein erster statistischer Trend ($p=0,073$) zu erkennen. Signifikant war die Entwicklung ab Tag 195 (Tabelle 3.5-5, Abbildung 3.5-4). Ab diesem Termin und durchgehend bis zur letzten Messung an Tag 208 wurde die Abnahme des Chlorophyllgehaltes durch hohes CO₂ gefördert. Dieses ging jedoch nicht einher mit einer generell beschleunigten Entwicklung der Pflanzen (siehe Abschnitt Phänologie).

In den Pflanzen der wassergetreßten Behandlungen waren an Tag 174 die SPAD-Werte geringfügig, aber statistisch signifikant erhöht. Eine beschleunigte signifikante Abnahme des Chlorophyllgehaltes unter Wassermangel war ab Tag 188 bis zur letzten Messung an Tag 208 zu beobachten. Auch hier war -wie bereits für das Kohlendioxid beschrieben- die Seneszenz der Fahrenblätter beeinflußt, aber nicht die Entwicklung der gesamten Pflanzen.

Ungefähr ab Tag 195 ist als Trend zu erkennen, daß die SPAD-Werte der im Cambisol gewachsenen Pflanzen erhöht waren gegenüber denen im Tschernosem. Statistisch signifikant war diese Entwicklung lediglich an Meßtag 201 (Tabelle 3.5-5, Abbildung 3.5-4).

Signifikante Interaktionen zwischen den einzelnen Parametern traten an Tag 201 auf. Die Reduktion der SPAD-Werte durch erhöhtes CO₂ fiel in den gut bewässerten Behandlungen mit -49,4 % im Tschernosem und -36,8 % im Cambisol deutlich stärker aus als in den schlecht bewässerten. Hier betrug die Abnahme nur -28,0 % (Tschernosem) bzw. -3,2 % (Cambisol).

Tabelle 3.5-5: Ergebnisse der Varianzanalyse für die SPAD-Werte 1998

Kalendertag	CO ₂	H ₂ O	Boden	CO ₂ *H ₂ O	CO ₂ *Boden	H ₂ O*Boden	CO ₂ *H ₂ O* Boden
161	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
168	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
174	ns	0,042	ns	ns	ns	ns	ns
181	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
188	ns	0,030	ns	ns	ns	ns	ns
195	0,035	0,008	ns	ns	ns	ns	ns
201	0,009	<0,001	0,041	0,037	ns	ns	ns
208	0,029	0,034	ns	ns	ns	ns	ns

ns = nicht signifikant

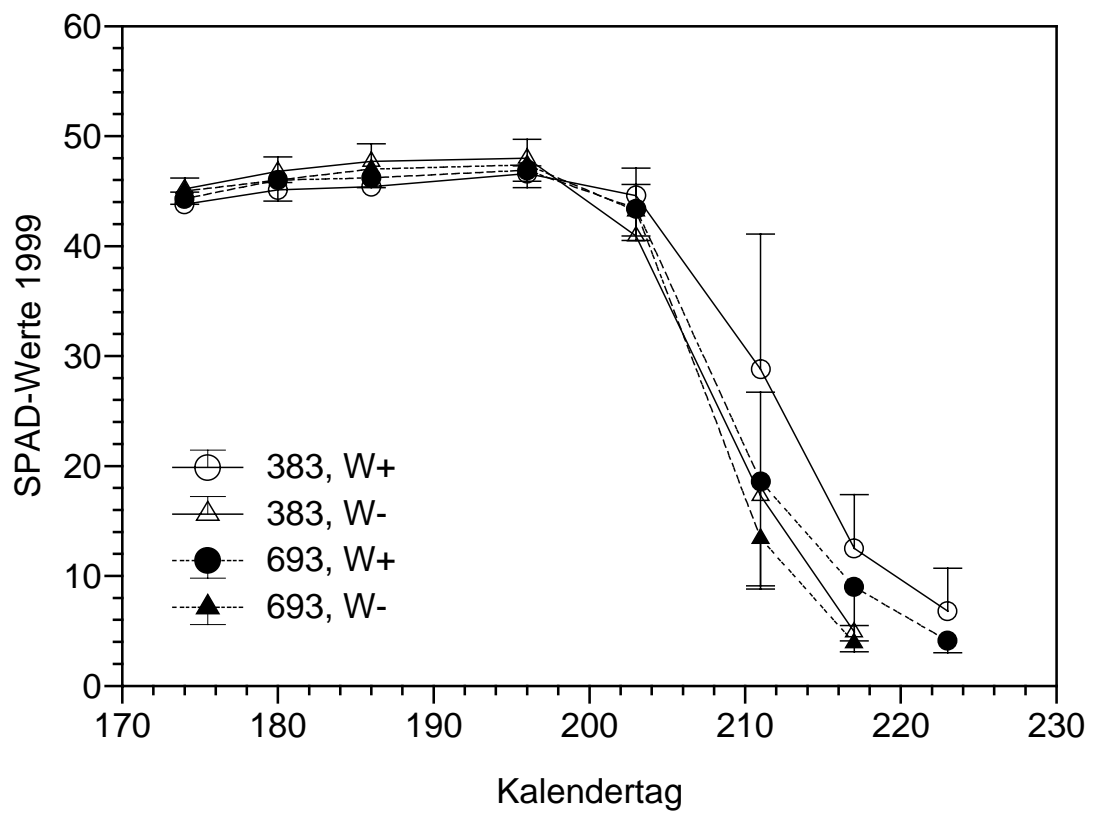
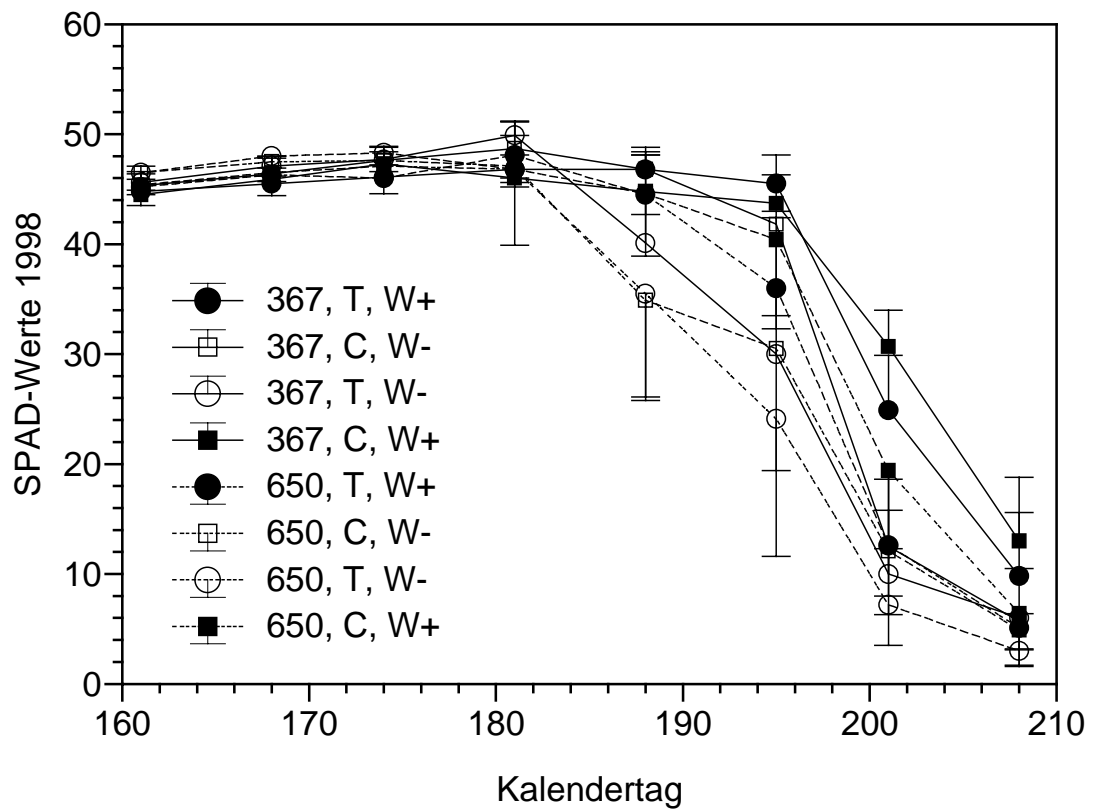


Abbildung 3.5-4: SPAD-Messungen des Chlorophyllgehaltes in den Fahnenblättern des Weizens im Saisonverlauf 1998 (oben) und 1999 (unten). Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1.

Der Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration auf die SPAD-Werte war an keinem Meßtag des Jahres 1999 statistisch signifikant. Etwa ab Tag 206 waren die Mittelwerte der Behandlungen mit erhöhtem CO₂ erniedrigt gegenüber denen mit Umgebungsluft (Abbildung 3.5-4, Tabelle 3.5-6), wobei jedoch beträchtliche Standardabweichungen auftraten. Somit zeigte sich eine tendenziell etwas beschleunigte Seneszenz zum Ende der pflanzlichen Entwicklung in den gemessenen Fahnenblättern durch Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration in beiden Bewässerungsstufen.

Für den Einfluß der Bewässerung gilt ähnliches wie für erhöhtes CO₂. Ab Meßtag 203 wiesen die Fahnenblätter der wassergestreßten Pflanzen geringere Chlorophyllgehalte auf. Statistisch signifikant war dieser Effekt aber nur an Tag 217. Die tendenziell beschleunigt stattfindende Seneszenz steht in Einklang mit der bereits beschriebenen durch Wasserstreß begründeten schnelleren Entwicklung der Pflanzen, die eine frühere Reife zur Folge hatte. Interaktionen zwischen der CO₂-Konzentration und der Wasserversorgung der Pflanzen konnten im gesamten Untersuchungszeitraum nicht festgestellt werden.

Tabelle 3.5-6: Ergebnisse der Varianzanalyse für die SPAD-Werte 1999

Kalendertag	CO ₂	H ₂ O	CO ₂ *H ₂ O
174	ns	ns	ns
180	ns	ns	ns
186	ns	ns	ns
196	ns	ns	ns
203	ns	ns	ns
211	ns	ns	ns
217	ns	0,014	ns
223	ns	nb	nb

ns = nicht signifikant; nb = nicht bestimmbar, da an Kalendertag 224 die wassergestreßten Pflanzen geerntet wurden.

3.5.4 Senescente Blattfläche

Die visuelle Abschätzung der seneszenten Blattfläche wurde im Jahre 1998 zwischen Tag 191 und Tag 218 viermal durchgeführt. An den Tagen 208 und 218 bewirkte die Erhöhung der atmosphärischen CO_2 -Konzentration eine statistisch signifikante Zunahme der seneszenten Blattfläche (Tabelle 3.5-7, Abbildung 3.5-5). Diese Beobachtung steht in Einklang mit den gemessenen Chlorophyllgehalten der Fahnenblätter, die bereits zwischen Tag 195 und 208 in hohem CO_2 erniedrigt waren.

Wasserstreß hatte an allen vier Tagen, an denen die senescente Blattfläche geschätzt wurde, eine statistisch signifikante Erhöhung der Werte zur Folge. So machte z.B. an Tag 191 in den gestreßten Behandlungen die gelbe Fläche der Bestände durchschnittlich 61,7 % aus, während es in den gut bewässerten lediglich 22,1 % waren. Die Ergebnisse stimmen gut überein mit den SPAD-Werten, die im Zeitraum von Tag 188 bis 208 ebenfalls durch Wasserstreß reduziert worden waren.

Ebenfalls an allen vier Meß- bzw. Schätztage wiesen die auf dem Tschernosem wachsenden Pflanzen eine signifikant erhöhte Seneszenz gegenüber den auf dem Cambisol stehenden auf, was den beobachteten Trend der Chlorophyllgehalte der Fahnenblätter unterstreicht.

Zahlreiche Wechselwirkungen der Parameter untereinander konnten durch die Varianzanalyse bestätigt werden. So war an den Tagen 201, 208 und 218 der negative Effekt des Wasserstress im Cambisol viel stärker ausgeprägt (bzw. fand die auf dem Tschernosem auftretende Erhöhung der seneszenten Blattfläche bei guter Bewässerung in größerem Umfang statt). Tag 208 und 218 waren durch Interaktionen auch von CO_2 *Bodentyp, CO_2 *Bewässerung sowie CO_2 *Bodentyp*Bewässerung gekennzeichnet. So war die Steigerung der seneszenten Blattfläche unter erhöhtem CO_2 in den Cambisol-Beständen deutlich höher als beim Tschernosem. Unter Wasserstreß war der CO_2 -Effekt stärker als unter guter Wasserversorgung, so daß auch hier eine Interaktion vorlag.

Tabelle 3.5-7: Ergebnisse der Varianzanalyse für die senescente Blattfläche 1998

Kalendertag	CO_2	H_2O	Boden	CO_2 * H_2O	CO_2 *Boden	H_2O *Boden	CO_2 * H_2O * Boden
191	ns	<0,001	0,036	ns	ns	ns	ns
201	ns	<0,001	0,001	ns	ns	0,016	ns
208	0,002	<0,001	<0,001	0,019	0,019	<0,001	0,049
218	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001

ns = nicht signifikant

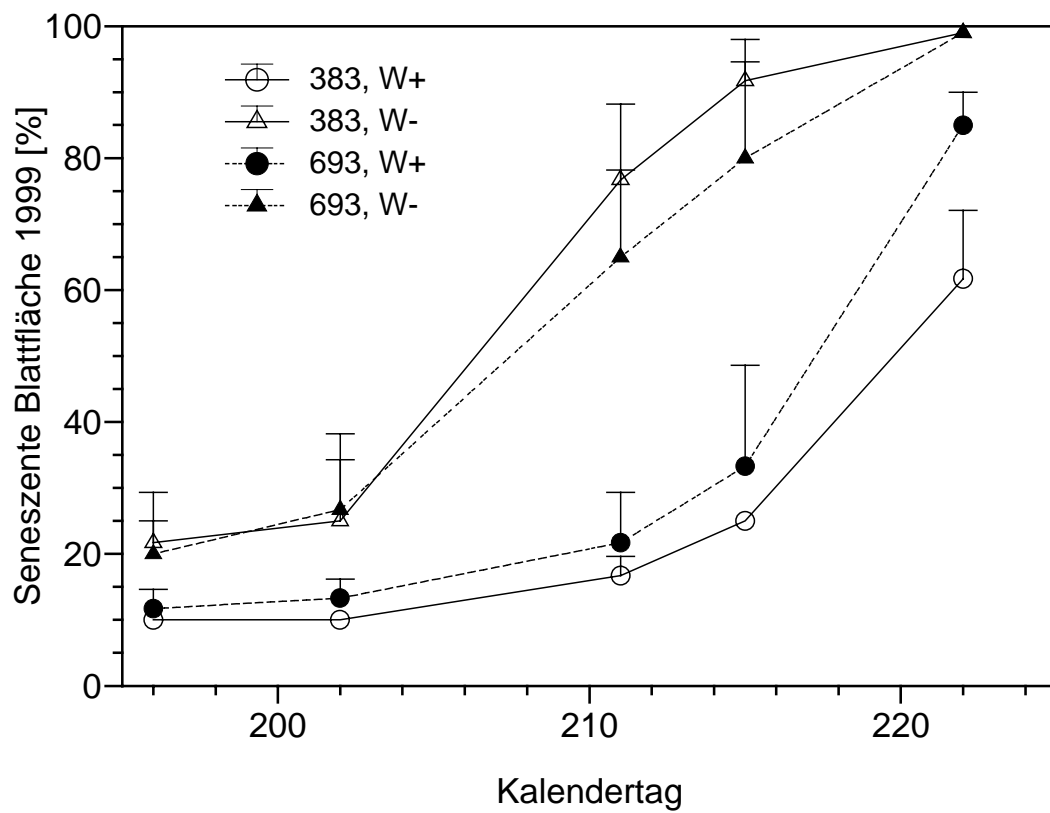
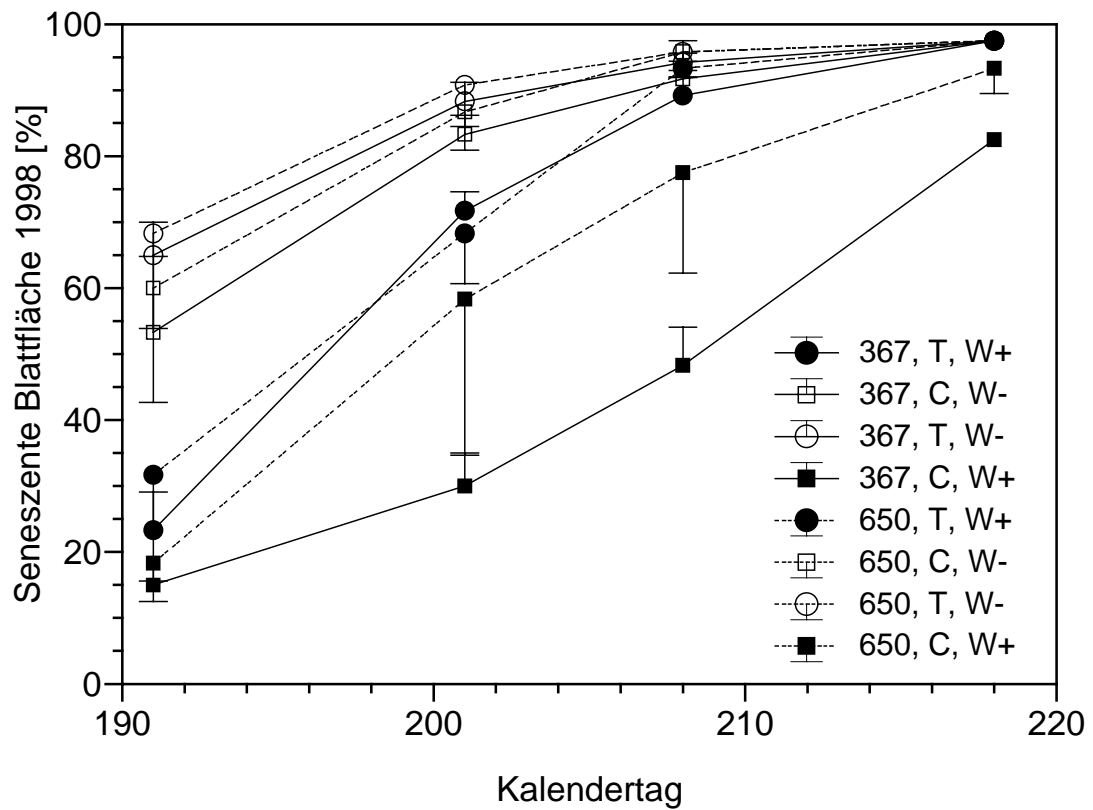


Abbildung 3.5-5: Senescente Blattfläche der Weizenbestände 1998 (oben) und 1999 (unten). Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1.

1999 erfolgte die Abschätzung der seneszenten Blattfläche zwischen Tag 196 und Tag 222 insgesamt fünfmal. Die Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration hatte lediglich an Tag 222 eine statistisch signifikant gesteigerte seneszente Blattfläche zur Folge. Da diese Zunahme nur unter gut bewässerten Bedingungen stattfand, gab es hier auch eine Interaktion zwischen der CO₂-Konzentration und der Wasserversorgung. Alleiniger Wasserstreß führte an allen fünf Meßtagen zu erhöhten Werten der seneszenten Blattfläche (Abbildung 3.5-5, Tabelle 3.5-8).

Tabelle 3.5-8: Ergebnisse der Varianzanalyse für die seneszente Blattfläche 1999

Kalendertag	CO ₂	H ₂ O	CO ₂ *H ₂ O
196	ns	0,007	ns
202	ns	0,013	ns
211	ns	<0,001	ns
215	ns	<0,001	ns
222	0,008	<0,001	0,008

ns = nicht signifikant

3.6 Ernten

Die Daten der zwei Versuchsjahre werden in getrennten Tabellen dargestellt, da der Versuchsaufbau in den Jahren 1998 und 1999 differierte. Dies ist auch zu bedenken, wenn prozentuale Veränderungen einzelner Ernteparameter in den beiden Versuchsjahren miteinander verglichen werden.

3.6.1 Gesamte oberirdische Biomasse

Tabelle 3.6-1 zeigt, daß die gesamte oberirdische Biomasse, also die Summe der Biomassen von Blättern, Halmen sowie Ähren durch die Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration im Jahre 1998 an beiden Ernten signifikant gesteigert wurde. Während im Mittel aller Behandlungen ein Plus von 28,9 % für die erste Ernte beobachtet wurde, betrug die Zunahme zur Endernte sogar 42,5 %. In beiden Fällen war der positive CO₂-Effekt bei gleichzeitigem Wasserstreß stärker ausgeprägt (Ernte eins: +44,0 %; Ernte zwei: +60,2 %) als in den gut mit Wasser versorgten Pflanzen (Ernte eins: +19,3 %; Ernte zwei: +33,0 %).

Wasserstreß führte zu einer signifikanten Reduktion der gesamten oberirdischen Biomasse (Tabelle 3.6-1), welche bei der ersten Ernte im Mittel der Behandlungen mit -29,0 % noch nicht ganz so groß war wie bei der zweiten Ernte (-40,4 %). Eine Abschwächung der negativen Auswirkungen des Wassermangels durch erhöhtes CO₂ konnte beobachtet werden. So betrug die Reduktion zum Zeitpunkt der Ernte eins 23,0 % im Vergleich zu 36,2 % unter Umgebungsluft. Die entsprechenden Werte für die Endernte waren -35,7 % (hohes CO₂) und -46,6 % (Umgebungsluft). Auffallend ist auch, daß auf dem Cambisol im Vergleich mit dem Tschernosem bei der ersten Ernte die Reduktion unter Wassermangel sehr viel geringer ausfiel (C: -19,3 %, T: -39,9 %), während bei der Endernte fast dasselbe hohe Niveau erreicht wurde (C: -39,9 %, T: -41,0 %).

Die Pflanzen, die auf dem Cambisol wuchsen, wiesen gegenüber denen vom Tschernosem eine signifikante Steigerung der Masse der oberirdischen Pflanzenteile von 27,3 % (Ernte eins) bzw. 30,4 % (Ernte zwei) auf (Tabelle 3.6-1). Während bei der Endernte kaum ein Unterschied in den zwei Bewässerungsstufen auszumachen war, war bei der ersten Ernte die Förderung durch den Cambisol besonders ausgeprägt unter Wassermangel.

Tabelle 3.6-1: Gesamte oberirdische Biomasse [g*m⁻²] an beiden Ernten 1998

Behandlung	Gesamte oberirdische Biomasse [g*m ⁻²]	
	Ernte 1	Ernte 2
367, T, W+	783,6 ± 11,2	1231,7 ± 66,6
650, T, W+	1002,3 ± 168,8	1564,4 ± 255,5
367, T, W-	456,8 ± 26,6	627,5 ± 72,0
650, T, W-	615,7 ± 80,5	1022,3 ± 413,6
367, C, W+	949,2 ± 185,3	1521,1 ± 110,9
650, C, W+	1064,8 ± 79,8	2097,8 ± 347,6
367, C, W-	649,3 ± 43,3	843,2 ± 58,4
650, C, W-	976,8 ± 47,1	1333,5 ± 85,6
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)		
CO ₂	<0,001	<0,001
H ₂ O	<0,001	<0,001
Bodentyp	<0,001	0,002
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns
CO ₂ *Bodentyp	ns	ns
Bodentyp*H ₂ O	ns	ns
CO ₂ *Bodentyp*H ₂ O	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 1: 25.+26.06.1998; Ernte 2: 10.+11.08.1998

Im Jahre 1999 fanden zwei zusätzliche Ernten statt, die im Vergleich zu 1998 vor Ernte eins und zwischen Ernte eins und zwei terminiert waren. Die Ernte zwei des Jahres 1999 entsprach

phänologisch der Ernte eins im Jahr 1998 und Ernte vier im Jahr 1999 der Ernte zwei im Jahr 1998.

Erhöhtes atmosphärisches CO₂ hatte 1999 an keiner der vier Ernten einen signifikanten Einfluß auf die gesamte oberirdische Biomasse (Tabelle 3.6-2). Die beobachteten mittleren Zunahmen für die einzelnen Ernten schwankten zwischen 3,6 % (Ernte drei) und 21,4 % (Ernte vier). Es fällt auch auf, daß bei der ersten und vierten Ernte der nicht signifikante positive CO₂-Effekt unter guter Bewässerung stärker zum Tragen kam, was im Kontrast zu den Ernten zwei und drei sowie den beiden Ernten des Jahres 1998 steht.

Wasserstreß reduzierte die oberirdische Biomasse in ihrer Gesamtheit (Tabelle 3.6-2). An allen vier Ernten lag die Reduktion im Bereich von 18,2 % (Ernte drei) bis 22,8 % (Ernte zwei). Signifikant war der Effekt nur an den Ernten zwei und drei. An diesen Terminen konnte auch eine Abschwächung der Reduktion durch erhöhtes CO₂ beobachtet werden. An keiner Ernte kam es zu signifikanten Interaktionen der Kohlendioxid-Konzentration und der Wasserversorgung.

Tabelle 3.6-2: Gesamte oberirdische Biomasse [g*m⁻²] an allen vier Ernten 1999

	Gesamte oberirdische Biomasse [g*m ⁻²]			
Behandlung	Ernte 1	Ernte 2	Ernte 3	Ernte 4
383, W+	631,2 ± 213,3	878,7 ± 199,3	1149,5 ± 85,6	1407,4 ± 190,6
693, W+	726,3 ± 332,9	909,0 ± 64,7	1136,5 ± 51,3	1850,9 ± 384,5
383, W-	564,4 ± 105,5	578,4 ± 83,9	891,7 ± 87,2	1248,9 ± 288,9
693, W-	527,5 ± 138,2	802,2 ± 52,9	978,6 ± 95,8	1373,6 ± 207,3
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)				
CO ₂	ns	ns	ns	ns
H ₂ O	ns	0,016	0,002	ns
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant ; Ernte 1: 24.06.1999; Ernte 2: 05.07.1999; Ernte 3: 13.07.1999; Ernte 4: 12.08.1999 (W+) und 23.08.1999 (W-)

3.6.2 Fraktionierte Biomassebestimmung

3.6.2.1 Sproßbiomasse

Die Sproßbiomasse (Trockenmasse der Haupt- und Seitentriebe; keine Ähren und Blätter) wurde 1998 an beiden Ernten von Kohlendioxid, Bewässerung und Bodentyp signifikant beeinflusst (Tabelle 3.6-3). Wie für die gesamte oberirdische Biomasse galt auch hier, daß der positive CO₂-Effekt an der zweiten Ernte deutlicher ausgeprägt (+45,9 %) war als an der

ersten (+36,5 %) und unter Wassermangel stärker zu Tage trat als bei ausreichender Bewässerung.

Die prozentuale Reduktion durch Wassermangel unterschied sich an Ernte eins und zwei nur unwesentlich voneinander (-40,3 % vs. -43,1 %). Damit war die Sproßbiomasse zum Zeitpunkt der ersten Ernte wesentlich stärker reduziert als die gesamte oberirdische Biomasse. In Einklang mit den anderen Beobachtungen steht, daß auch hier die negativen Auswirkungen von Wassermangel durch erhöhtes CO₂ abgeschwächt wurden. Der Cambisol reagierte wiederum zunächst schwächer auf Wassermangel. Bei der Endernte waren jedoch die Reduktionen auf beiden Böden praktisch identisch.

Der Einfluß des Cambisols auf die Sproßbiomasse entsprach im Wesentlichen dem auf die gesamte oberirdische Biomasse: Förderung gegenüber dem Tschernosem in ähnlicher Größenordnung an beiden Ernten und stärkere Ausprägung derselben unter Wasserstreß bei der ersten Ernte, wohingegen bei Ernte zwei die Zunahme in beiden Wasserstufen sehr ähnlich war.

Tabelle 3.6-3: Sproßbiomasse[g*m⁻²] an beiden Ernten 1998

Behandlung	Sproßbiomasse [g*m ⁻²]	
	Ernte 1	Ernte 2
367, T, W+	383,0 ± 2,4	329,9 ± 17,7
650, T, W+	536,1 ± 100,8	420,6 ± 54,3
367, T, W-	185,1 ± 11,9	142,6 ± 18,5
650, T, W-	267,6 ± 30,6	280,1 ± 119,8
367, C, W+	482,0 ± 107,1	417,5 ± 28,6
650, C, W+	565,3 ± 44,8	563,1 ± 104,1
367, C, W-	277,7 ± 12,5	214,6 ± 16,9
650, C, W-	444,2 ± 7,5	348,3 ± 9,5
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)		
CO ₂	<0,001	<0,001
H ₂ O	<0,001	<0,001
Bodentyp	<0,001	0,002
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns
CO ₂ *Bodentyp	ns	ns
Bodentyp*H ₂ O	ns	ns
CO ₂ *Bodentyp*H ₂ O	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 1: 25.+26.06.1998; Ernte 2: 10.+11.08.1998

Im Jahre 1999 hatte die Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration eine Förderung der Sproßbiomasse zur Folge, die jedoch nur für Ernte zwei statistisch abgesichert war (Tabelle 3.6-4). Auch war die Zunahme von weitaus geringerem Ausmaß als 1998. So konnte

bei der vierten Ernte, die vom Entwicklungsstadium der Pflanzen her der zweiten Ernte im Jahr 1998 entsprach, lediglich ein um 16,8 % erhöhtes Gewicht der Sprosse registriert werden, während im Vorjahr noch ein Plus von 45,9 % zu verzeichnen war. Ähnlich verhielt es sich bei der zweiten Ernte, die mit der ersten des Jahres 1998 zu vergleichen ist. Dabei war bei der zweiten Ernte die Zunahme aufgrund hohen Kohlendioxids mit 22,6 % sogar größer als am Ende der Saison. Im Gegensatz zu 1998 profitierten die wassergestreßten Pflanzen nicht immer stärker als die gut bewässerten von der CO₂-Erhöhung. Bei der Endernte betrug die Zunahme der Sproßbiomasse unter guter Bewässerung 27,1 %, unter Wassermangel lediglich 4,5 %.

Wasserstreß verringerte die Biomasse der Sprosse an allen vier Ernten, wobei eine statistische Absicherung mit Ausnahme der ersten Ernte gegeben war (Tabelle 3.6-4). Dabei vergrößerte sich das prozentuale Ausmaß dieser Abnahme kontinuierlich von Ernte eins (-19,9 %) bis Ernte vier (-24,4 %). Während die Reduktion an den beiden ersten Ernten praktisch identisch war mit derjenigen der gesamten oberirdischen Biomasse, war sie an den Ernten drei und vier etwas größer. Im Vergleich mit 1998 fiel die Abnahme der Sproßbiomasse durch Wassermangel 1999 weitaus geringer aus. Erhöhtes CO₂ konnte an den Ernten zwei und drei den Wasserstreß abmildern. Bei der ersten und letzten Ernte dagegen war unter hohem CO₂ die Reduktion stärker ausgeprägt. Im Jahre 1998 war an beiden Ernten ein positiver CO₂-Effekt unter Wassermangel zu verzeichnen. Das heißt, daß während des Stadiums 65 in beiden Jahren ein CO₂-Schutzeffekt gegeben war, der im Stadium 92 nur im Jahr 1998 zu verzeichnen war. Interaktionen zwischen der CO₂-Konzentration und der Wasserversorgung traten nicht in Erscheinung.

Tabelle 3.6-4: Sproßbiomasse [g*m⁻²] an allen vier Ernten 1999

Behandlung	Sproßbiomasse [g*m ⁻²]			
	Ernte 1	Ernte 2	Ernte 3	Ernte 4
383, W+	334,1 ± 112,7	464,4 ± 103,4	545,8 ± 43,0	454,7 ± 65,1
693, W+	389,6 ± 162,8	487,8 ± 38,8	530,2 ± 26,0	577,8 ± 142,2
383, W-	296,0 ± 58,0	296,4 ± 56,1	388,9 ± 49,3	381,9 ± 65,9
693, W-	283,4 ± 88,0	444,9 ± 15,1	435,8 ± 42,9	399,0 ± 76,8
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)				
CO ₂	ns	0,044	ns	ns
H ₂ O	ns	0,019	0,001	0,047
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 1: 24.06.1999; Ernte 2: 05.07.1999; Ernte 3: 13.07.1999; Ernte 4: 12.08.1999 (W+) und 23.08.1999 (W-)

3.6.2.2 Anzahl der Seitentriebe

Die Sproßbiomasse ist auch von der Bestockung der Pflanzen abhängig und von der erreichten Größe der Seitentriebe. Die Einflüsse der Behandlungen auf die Anzahl der Seitentriebe an den beiden Ernten des Jahres 1998 war uneinheitlich. So konnte eine klare Reduktion in hohem CO₂ zur Zeit der ersten Ernte (-22,4 %) beobachtet werden, während bei der zweiten Ernte ein Plus von 53,6 % bewirkt wurde. Dabei war lediglich für die zweite Ernte eine Signifikanz gegeben (Tabelle 3.6-5). An beiden Ernten profitierten die Pflanzen stärker, die unter Wassermangel oder auf dem Tschernosem wuchsen.

Es gab keinen signifikanten Effekt der Bewässerung auf die Anzahl der Seitentriebe. Der Reduktion zum Zeitpunkt der ersten Ernte aufgrund von Wasserstreß (-11,8 %) stand eine geringfügige Zunahme (+2,4 %) bei der Endernte gegenüber. In beiden Fällen hatten erhöhtes CO₂ sowie der Tschernosem einen positiven Einfluß im Vergleich zu Umgebungsluft bzw. dem Cambisol.

Die Reduktion auf den Cambisol-Plots erfolgte an beiden Ernten zu einem fast identischen Prozentsatz. Unter erhöhtem CO₂ und bei Wasserstreß fiel sie am deutlichsten aus. Keinerlei signifikante Interaktionen wurden beobachtet.

Tabelle 3.6-5: Anzahl der Seitensprosse [Zahl*m⁻²] an beiden Ernten 1998

	Anzahl der Seitensprosse [Zahl*m ⁻²]	
Behandlung	Ernte 1	Ernte 2
367, T, W+	887,6 ± 35,8	328,4 ± 102,3
650, T, W+	703,8 ± 184,4	809,4 ± 172,8
367, T, W-	801,6 ± 106,4	320,6 ± 112,7
650, T, W-	637,3 ± 413,8	914,9 ± 93,8
367, C, W+	911,0 ± 95,5	328,4 ± 40,6
650, C, W+	668,6 ± 206,2	828,9 ± 140,9
367, C, W-	758,5 ± 122,1	336,3 ± 47,4
650, C, W-	598,2 ± 325,3	778,1 ± 75,4
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)		
CO ₂	ns	<0,001
H ₂ O	ns	ns
Bodentyp	ns	ns
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns
CO ₂ *Bodentyp	ns	ns
Bodentyp*H ₂ O	ns	ns
CO ₂ *Bodentyp*H ₂ O	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 1: 25.+26.06.1998; Ernte 2: 10.+11.08.1998

Im Jahre 1999 waren die Änderungen in der Anzahl der Seitensprosse aufgrund der verschiedenen Behandlungen nicht statistisch signifikant (Tabelle 3.6-6). Erhöhtes CO₂ führte im Mittel zu einer Steigerung, die zwischen 4,6 % (Ernte drei) und 16,5 % (Ernte eins) lag. An den Ernten eins, drei und vier zeigte sich eine stärkere Förderung bei gleichzeitiger guter Wasserversorgung. An den Ernten drei und vier waren bei gleichzeitigem Wassermangel unter hohem CO₂ sogar weniger Seitensprosse ausgebildet worden. Dabei müssen allerdings auch die teilweise beträchtlichen Standardabweichungen berücksichtigt werden.

Wasserstreß hatte an den vier Ernten des zweiten Versuchsjahres einen uneinheitlichen Einfluß auf die Anzahl der Seitentriebe. Unter Umgebungsluft war an den Ernten eins, drei und vier trotz Wassermangel eine höhere Anzahl an Seitentrieben ausgebildet. Für erhöhtes CO₂ konnte dies an Ernte zwei beobachtet werden. Aufgrund der sehr uneinheitlichen Reaktionen der Pflanzen existierten keine signifikanten Interaktionen.

Tabelle 3.6-6: Anzahl der Seitensprosse [Anzahl*m⁻²] an allen vier Ernten 1999

Behandlung	Anzahl der Seitensprosse [Anzahl*m ⁻²]			
	Ernte 1	Ernte 2	Ernte 3	Ernte 4
383, W+	688,3 ± 192,8	816,7 ± 170,0	653,3 ± 70,7	529,0 ± 235,8
693, W+	892,5 ± 297,5	770,0 ± 132,1	729,2 ± 202,8	735,2 ± 212,3
383, W-	758,3 ± 53,5	665,0 ± 63,1	735,0 ± 92,6	770,2 ± 42,1
693, W-	792,7 ± 156,2	910,0 ± 275,0	723,3 ± 157,8	680,8 ± 165,2
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)				
CO ₂	ns	ns	ns	ns
H ₂ O	ns	ns	ns	ns
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 1: 24.06.1999; Ernte 2: 05.07.1999; Ernte 3: 13.07.1999; Ernte 4: 12.08.1999 (W+) und 23.08.1999 (W-)

3.6.2.3 Grüne und senescente Blattbiomasse

Als grüne Blätter wurden solche Blätter definiert, deren chlorotischer oder nekrotischer Anteil unter 50 % der gesamten Blattfläche lag. Die gesamte grüne Blattbiomasse wurde 1998 bei der ersten Ernte durch CO₂-Erhöhung uneinheitlich verändert (Tabelle 3.6-7). Im Mittel aller Behandlungen stand eine Zunahme von 4,8 %. Das senescente Blattgewicht war um 25,2 % signifikant erhöht. Diese Erhöhung fiel in den Wasserstreß- sowie den Cambisol-Behandlungen deutlicher aus.

Wasserstreß selbst reduzierte die grüne Blattbiomasse signifikant (-44,0 %), wobei die Umgebungsluft- und die Cambisol-Behandlungen stärker betroffen waren. Das senescente Blattgewicht war unter Wasserstreß signifikant erhöht (+45,5 %).

In den Cambisol-Plots waren das grüne (+17,3 %) und das senescente Blattgewicht (+17,4 %) signifikant gesteigert. Sowohl für die grüne als auch für die senescente Blattbiomasse gab es signifikante Interaktionen des Bodentyps mit der Wasserversorgung. So war für die grünen Blätter die Förderung durch den Cambisol bei guter Bewässerung deutlich höher als bei Wassermangel (23,3 % vs. 7,5 %), während die senescente Blattbiomasse durch den Cambisol bei W+ um 8,6 % reduziert und bei W- um 39,7 % erhöht war.

Bei der Endernte waren ausschließlich senescente Blätter vorhanden. Deren Biomasse war unter hohem CO₂ mit im Mittel 37,9 % in derselben Größenordnung signifikant gesteigert wie die gesamte oberirdische Biomasse. Wasserstreß reduzierte das Blattgewicht um 10,7 % (nicht signifikant), während der Cambisol ein Plus von 15,8 % ($p = 0,025$) bewirkte. Diese beiden Effekte fielen deutlich geringer aus als die Ergebnisse für die gesamte oberirdische Biomasse. Interaktionen zwischen den Behandlungsparametern konnten bei der Endernte nicht beobachtet werden.

Tabelle 3.6-7: Grüne und senescente Blattbiomassen [$\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$] an beiden Ernten 1998

	Grüne Blattbiomasse [$\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$]	Senescente Blattbiomasse [$\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$]	Senescente Blattbiomasse [$\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$]
Behandlung	Ernte 1	Ernte 1	Ernte 2
367, T, W+	150,6 ± 14,2	89,8 ± 2,6	144,6 ± 20,6
650, T, W+	164,7 ± 23,0	99,8 ± 23,6	186,6 ± 22,9
367, T, W-	90,2 ± 5,9	97,8 ± 9,8	124,3 ± 8,3
650, T, W-	103,1 ± 5,0	122,6 ± 15,1	195,7 ± 39,6
367, C, W+	203,9 ± 27,2	74,4 ± 9,7	177,3 ± 34,4
650, C, W+	184,7 ± 14,9	99,0 ± 7,2	233,7 ± 35,8
367, C, W-	94,9 ± 2,97	133,8 ± 19,8	144,6 ± 12,6
650, C, W-	113,0 ± 20,0	174,0 ± 28,4	198,5 ± 4,3
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)			
CO ₂	ns	0,002	<0,001
H ₂ O	<0,001	<0,001	ns
Bodentyp	0,005	0,019	0,025
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns
CO ₂ *Bodentyp	ns	ns	ns
Bodentyp*H ₂ O	0,043	0,002	ns
CO ₂ *Bodentyp*H ₂ O	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 1: 25.+26.06.1998; Ernte 2: 10.+11.08.1998. Zum Zeitpunkt der zweiten Ernte existierten keine grünen Blätter.

Im Jahr 1999 hatte die Erhöhung der CO₂-Konzentration unter gleichzeitiger guter Bewässerung (Ernte eins) bzw. schlechter Bewässerung (Ernte zwei) eine gesteigerte grüne Blattbiomasse zur Folge (Tabelle 3.6-8). Bei der dritten Ernte war die Masse der grünen

Blätter in beiden Bewässerungsstufen unter hohem CO₂ reduziert. An keiner dieser drei Ernten waren die Behandlungseffekte jedoch statistisch signifikant. Das senescente Blattgewicht wurde an den vier Erntetagen im Mittel durch hohes CO₂ gesteigert (nicht signifikant). An den Ernten zwei und vier, die mit den beiden Ernten von 1998 verglichen werden können, fand die Zunahme mit im Mittel 6,9 % und 2,7 % gegenüber den Werten von 25,2 % und 37,9 % des Vorjahres in deutlich geringerem Umfang statt.

Wassermangel reduzierte die grüne Blattbiomasse im Bereich von 26,1 % (Ernte zwei) bis 34,3 % (Ernte drei). Dabei konnten Signifikanzen an der zweiten und dritten Ernte aufgezeigt werden. Im Vergleich mit dem Vorjahr war die Reduktion beim Stadium 65, dem Zeitpunkt der zweiten Ernte, jedoch wesentlich geringer ausgefallen (-26,1 % vs. -44,0 %). Die senescente Blattbiomasse war bei der ersten, zweiten und letzten Ernte durch Wassermangel erniedrigt, bei der dritten erhöht (alles nicht signifikant). Während die Reduktion bei der Endernte auch 1998 galt, steht die Abnahme bei der zweiten Ernte um -35,1 % in Kontrast zur Zunahme von +45,5 % des Vorjahres. Interaktionen traten nicht auf.

Tabelle 3.6-8: Grüne und senescente Blattbiomasse [g*m⁻²] an allen vier Ernten 1999

Behandlung	Grüne Blattbiomasse [g*m ⁻²]				Senescente Blattbiomasse [g*m ⁻²]			
	Ernte 1	Ernte 2	Ernte 3	Ernte 4	Ernte 1	Ernte 2	Ernte 3	Ernte 4
383, W+	216,5 ± 100,0	202,4 ± 58,3	183,7 ± 16,5	-----	37,74 ± 19,57	83,53 ± 55,57	74,14 ± 32,03	215,6 ± 50,1
693, W+	256,8 ± 134,9	183,7 ± 9,6	171,7 ± 18,8	-----	43,05 ± 23,32	89,43 ± 24,72	90,94 ± 15,86	230,1 ± 16,3
383, W-	177,0 ± 30,8	126,6 ± 23,8	118,0 ± 27,9	-----	33,95 ± 15,94	54,31 ± 23,89	95,43 ± 14,82	194,9 ± 66,1
693, W-	155,6 ± 48,0	158,7 ± 12,1	115,4 ± 11,1	-----	35,41 ± 4,78	57,98 ± 21,18	93,80 ± 43,38	191,7 ± 32,4
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)								
CO ₂	ns	ns	ns	-----	ns	ns	ns	ns
H ₂ O	ns	0,027	0,001	-----	ns	ns	ns	ns
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns	-----	ns	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 1: 24.06.1999; Ernte 2: 05.07.1999; Ernte 3: 13.07.1999; Ernte 4: 12.08.1999 (W+) und 23.08.1999 (W-). Bei der vierten Ernte existierten ausschließlich senescente Blätter.

3.6.2.4 Blattzahl, durchschnittliche Fläche je Blatt und spezifische Blattfläche

Die gesamte Anzahl an grünen Blättern war im Jahr 1998 (Tabelle 3.6-9) zur ersten Ernte durch die unterschiedlichen CO₂-Konzentrationen im Mittel unbeeinflusst. Profitieren konnten lediglich die Behandlungen auf dem Tschernosem oder bei gleichzeitigem Wassermangel.

Wasserstreß selbst führte zu einer höchst signifikanten Reduktion der grünen Blattzahl um im Mittel 46,6 %. Diese fiel unter Umgebungsluft noch etwas kräftiger aus als unter erhöhtem CO₂. Der Cambisol bewirkte eine nicht signifikante mittlere Zunahme der Anzahl grüner Blätter um 7,4 %. Bei gleichzeitigem Wassermangel wurde eine Abnahme beobachtet.

Wie Tabelle 3.6-9 zeigt, war die durchschnittliche Fläche eines einzelnen Blattes im Jahr 1998 bei der ersten Ernte in den Behandlungen mit CO₂-Erhöhung um durchschnittlich 8,6 % gesteigert. Pflanzen, die Wassermangel ausgesetzt waren oder auf dem Cambisol wuchsen, profitierten stärker.

Wassermangel bewirkte eine signifikante Abnahme der durchschnittlichen Einzelblattfläche um 14,7 % im Mittel. Dieser schädliche Einfluß konnte durch erhöhtes CO₂ und durch Wachstum auf Cambisol etwas abgemildert werden, ohne jedoch völlig kompensiert zu werden. Der Cambisol selbst förderte die Einzelblattfläche im Mittel um 16,2 %.

Die spezifische Blattfläche (Verhältnis von Blattfläche zu Blatt-Trockengewicht bei grünen Blättern) blieb im Jahr 1998 (Tabelle 3.6-9) durch die unterschiedlichen CO₂-Konzentrationen praktisch unbeeinflusst (+2,1 %), und auch der Fördereffekt des Cambisol (+4,4 %) war gering. Wassermangel dagegen hatte einen höchst signifikanten Einfluß und führte im Mittel zu einer Abnahme um 21,0 %. Die Fläche der Blätter wurde somit im Verhältnis zu deren Gewicht bei Wassermangel stärker reduziert.

Tabelle 3.6-9: Anzahl grüne Blätter, Fläche pro Blatt und spezifische Blattfläche 1998, Ernte 1

Behandlung	Anzahl grüne Blätter [pro m ²]	Fläche pro Blatt [cm ²]	Spezifische Blattfläche [cm ² *g ⁻¹]
367, T, W+	2111,4 ± 115,5	21,80 ± 2,74	307,3 ± 50,1
650, T, W+	2310,8 ± 104,3	23,08 ± 1,62	325,5 ± 18,5
367, T, W-	1321,6 ± 239,6	17,85 ± 2,01	258,9 ± 21,7
650, T, W-	1329,4 ± 55,43	18,40 ± 5,86	234,9 ± 65,8
367, C, W+	2737,0 ± 545,2	24,31 ± 2,33	323,3 ± 8,6
650, C, W+	2404,7 ± 265,7	25,49 ± 2,07	331,0 ± 26,4
367, C, W-	1176,9 ± 13,5	20,12 ± 2,03	250,1 ± 32,0
650, C, W-	1278,6 ± 325,9	24,37 ± 2,20	272,3 ± 6,5
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)			
CO ₂	ns	ns	ns
H ₂ O	<0,001	0,010	<0,001
Bodentyp	ns	0,013	ns
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns
CO ₂ *Bodentyp	ns	ns	ns
Bodentyp*H ₂ O	0,050	ns	ns
CO ₂ *Bodentyp*H ₂ O	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 1: 25.+26.06.1998

Die grüne Blattzahl wurde an den drei Ernten des Jahres 1999 (Tabelle 3.6-10) durch erhöhtes CO₂ nicht signifikant beeinflusst. Es fällt auf, daß bei der zweiten Ernte ein Plus von 14,5 % erreicht wurde. Dieses ist aber einzig in einer Zunahme bei gleichzeitigem Wassermangel (+37,0 %) begründet. Im Jahr 1998 gab es bei der ersten Ernte, welche zum gleichen Entwicklungszeitpunkt stattfand, unter diesen Bedingungen ebenfalls eine Förderung, die jedoch bei weitem nicht so deutlich ausfiel.

Wassermangel bewirkte auch 1999 (Tabelle 3.6-10) eine Abnahme der Zahl der grünen Blätter, die mit -33,9 % aber nur bei der dritten Ernte statistisch abgesichert war.

Die durchschnittliche Fläche je Blatt wurde 1999 (Tabelle 3.6-11) an allen drei Terminen in geringem Umfang unter erhöhtem CO₂ gesteigert, wobei die prozentualen Veränderungen mit 2,0-6,1 % etwas kleiner waren als 1998. Wasserstreß bewirkte eine Abnahme der mittleren Fläche je Blatt, die an der ersten Ernte am stärksten ausfiel (-15,9 %) und so auch im Rahmen der Vorjahresbeobachtungen lag.

Die spezifische Blattfläche (Tabelle 3.6-12), die 1998 durch CO₂-Erhöhung nahezu unbeeinflusst war, zeigte im Saisonverlauf 1999 unterschiedliche Zunahmen. Am stärksten war diese bei der zweiten Ernte (+18,0 %), die von der pflanzlichen Entwicklung her mit dem Ergebnis von 1998 (+2,1 %) verglichen werden kann.

Die 1998 beobachtete deutliche und auch statistisch signifikante Reduktion der spezifischen Blattfläche durch Wassermangel wurde 1999 (Tabelle 3.6-12) nicht in dieser Art und Weise wieder vorgefunden. Zwar war bei Ernte drei eine Reduktion um 8,2 % zu verzeichnen, aber bei der zweiten Ernte (der ersten von 1998 entsprechend) wurde ein Plus von 5,0 % erreicht, gegenüber dem Vorjahreswert von -21,0 %.

Tabelle 3.6-10: Anzahl der grünen Blätter pro m² 1999, Ernten 1-3

Behandlung	Anzahl grüne Blätter [pro m ²]		
	Ernte 1	Ernte 2	Ernte 3
383, W+	3441,7 ± 1449,3	2642,5 ± 819,1	2426,7 ± 225,7
693, W+	3599,2 ± 1480,6	2607,5 ± 52,5	2170,0 ± 160,4
383, W-	3091,7 ± 273,5	1860,8 ± 709,2	1499,2 ± 460,5
693, W-	2870,0 ± 718,1	2549,2 ± 245,2	1540,0 ± 97,4
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)			
CO ₂	ns	ns	ns
H ₂ O	ns	ns	<0,001
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 1: 24.06.1999; Ernte 2: 05.07.1999; Ernte 3: 13.07.1999

Tabelle 3.6-11: Fläche pro Blatt [cm^2] 1999, Ernten 1-3

Behandlung	Fläche pro Blatt [cm^2]		
	Ernte 1	Ernte 2	Ernte 3
383, W+	$22,02 \pm 1,39$	$25,55 \pm 0,97$	$23,95 \pm 2,21$
693, W+	$23,44 \pm 1,45$	$26,03 \pm 2,51$	$24,78 \pm 4,45$
383, W-	$19,15 \pm 5,71$	$23,24 \pm 6,20$	$22,15 \pm 3,94$
693, W-	$19,10 \pm 1,18$	$25,72 \pm 7,89$	$22,25 \pm 2,75$
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)			
CO ₂	ns	ns	ns
H ₂ O	ns	ns	ns
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 1: 24.06.1999; Ernte 2: 05.07.1999; Ernte 3: 13.07.1999

Tabelle 3.6-12: Spezifische Blattfläche [$\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$] 1999, Ernten 1-3

Behandlung	Spezifische Blattfläche [$\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1}$]		
	Ernte 1	Ernte 2	Ernte 3
383, W+	$353,7 \pm 18,2$	$334,2 \pm 28,8$	$316,9 \pm 36,6$
693, W+	$339,1 \pm 19,6$	$369,6 \pm 33,8$	$312,7 \pm 44,3$
383, W-	$328,6 \pm 52,4$	$327,6 \pm 60,9$	$276,8 \pm 33,6$
693, W-	$356,5 \pm 11,3$	$411,1 \pm 119,1$	$297,5 \pm 37,6$
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)			
CO ₂	ns	ns	ns
H ₂ O	ns	ns	ns
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 1: 24.06.1999; Ernte 2: 05.07.1999; Ernte 3: 13.07.1999

3.6.3 Ährenbiomasse

Das Gesamtgewicht der Ähren stieg unter erhöhtem CO₂ an beiden Ernten des Jahres 1998 signifikant an. Die mittlere prozentuale Zunahme war mit 36,4 % bei der ersten Ernte höher als die der gesamten oberirdischen Biomasse, während bei der zweiten Ernte mit 42,1 % ein nahezu identischer Wert erreicht wurde. Auch konnte wiederum beobachtet werden, daß der positive CO₂-Effekt unter Wasserstreß an beiden Ernten stärker ausgeprägt war (Tabelle 3.6-13).

Wassermangel reduzierte die Ährenbiomasse signifikant an Ernte eins und zwei. Wie schon für die komplette oberirdische Biomasse galt auch hier, daß erhöhtes CO₂ die Reduktion abschwächen konnte. Ebenfalls konnte wiederum beobachtet werden, daß die Pflanzen auf dem Cambisol auf den Wassermangel zunächst in einem weitaus geringeren Maße reagierten als auf dem Tschernosem, am Saisonende dagegen die Ährenbiomasse auf beiden Böden in fast gleichem Ausmaß verkleinert worden war.

Der signifikante positive Effekt des Cambisol gegenüber dem Tschernosem fiel mit einer Zunahme von 39,6 % (Ernte 1) bzw. 33,4 % (Ernte 2) größer aus als für die gesamte oberirdische Biomasse. Der höhere Wert bei der ersten Ernte hat seine wesentliche Ursache in der hier extrem starken Förderung unter Wassermangel. Deshalb lieferte auch die Varianzanalyse eine signifikante Interaktion von Bewässerung und Bodentyp (Tabelle 3.6-13).

Tabelle 3.6-13: Gesamte Ährenbiomasse [$\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$] an beiden Ernten 1998

Behandlung	Gesamte Ährenbiomasse [$\text{g}\cdot\text{m}^{-2}$]	
	Ernte 1	Ernte 2
367, T, W+	160,2 \pm 9,312	757,2 \pm 28,45
650, T, W+	201,8 \pm 47,68	957,2 \pm 181,8
367, T, W-	83,79 \pm 18,62	360,7 \pm 45,38
650, T, W-	122,4 \pm 34,57	546,5 \pm 271,1
367, C, W+	188,9 \pm 44,77	926,2 \pm 55,46
650, C, W+	215,8 \pm 22,90	1301 \pm 208,0
367, C, W-	142,9 \pm 13,06	484,0 \pm 36,61
650, C, W-	245,6 \pm 40,79	786,7 \pm 73,37
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)		
CO ₂	0,001	<0,001
H ₂ O	0,005	<0,001
Bodentyp	0,001	0,002
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns
CO ₂ *Bodentyp	ns	ns
Bodentyp*H ₂ O	0,017	ns
CO ₂ *Bodentyp*H ₂ O	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 1: 25.+26.06.1998; Ernte 2: 10.+11.08.1998

Wie Tabelle 3.6-14 zu entnehmen, wurde die Ährenbiomasse im zweiten Versuchsjahr, 1999, lediglich an Ernte zwei durch hohes CO₂ signifikant gesteigert. Die stärkste prozentuale Zunahme trat mit 29,6 % bei der Endernte auf und war deutlich höher als der Gewinn der gesamten oberirdischen Biomasse zu diesem Termin. Während an den vorherigen Ernten die wassergestreßten Plots stärker von der CO₂-Erhöhung profitierten, war bei der Endernte der Zuwachs unter guter Bewässerung deutlicher (+41,5 % vs. +16,5 %).

Wassermangel übte an keiner der vier Ernten einen signifikanten Effekt auf die Ährenbiomasse aus (Tabelle 3.6-14). Bei der ersten Ernte, die am 24. Juni 1999 durchgeführt wurde, wiesen die gestreßten Pflanzen ein um 38,6 % erhöhtes Ährengewicht auf. Die Ursache hierfür ist, daß zu diesem Zeitpunkt die Hälfte der wassergestreßten Plots bereits Nebenähren ausgebildet hatte, während dies in keinem der gut bewässerten Plots der Fall war. An den

Ernten zwei bis vier war unter Wasserstreß die Ährenbiomasse verringert, wobei das Minus bei der Endernte mit 18,3 % ungefähr die gleichen Ausmaße hatte wie das der gesamten oberirdischen Biomasse (-19,6 %). Während an der zweiten und dritten Ernte durch hohes CO₂ die von Wassermangel verursachte Reduktion verkleinert wurde, war an der aus landwirtschaftlicher Sicht bedeutsamen Endernte dieser Effekt nicht gegeben.

Tabelle 3.6-14: Gesamte Ährenbiomasse [g*m⁻²] an allen vier Ernten 1999

	Gesamte Ährenbiomasse [g*m ⁻²]			
Behandlung	Ernte 1	Ernte 2	Ernte 3	Ernte 4
383, W+	42,88 ± 12,62	128,5 ± 22,08	345,8 ± 49,01	737,1 ± 115,7
693, W+	36,81 ± 12,54	148,1 ± 23,28	343,7 ± 46,35	1043 ± 264,3
383, W-	57,34 ± 13,72	101,2 ± 14,42	289,5 ± 37,18	672,1 ± 165,2
693, W-	53,14 ± 15,66	140,6 ± 6,088	333,6 ± 6,388	782,8 ± 137,7
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)				
CO ₂	ns	0,021	ns	ns
H ₂ O	ns	ns	ns	ns
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 1: 24.06.1999; Ernte 2: 05.07.1999; Ernte 3: 13.07.1999; Ernte 4: 12.08.1999 (W+) und 23.08.1999 (W-)

Um weitergehende Aussagen über die Allokation des Kohlenstoffgewinns auf Haupt- und Nebentriebe treffen zu können, wurden die Pflanzen fraktioniert geerntet. Hierbei werden die unterschiedlichen Antworten der Weizenbestände auf die Behandlungen am besten deutlich.

Im Jahre 1998 liegen nur für die Endernte getrennte Werte für Hauptähren und Nebenähren vor. Der positive Effekt der Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration auf die Ährenbiomasse ist ganz entscheidend von der starken Förderung der Nebenähren gekennzeichnet. So war bei den Hauptähren ein mittleres Plus von 14,5 % (p=0,005), bei den Nebenähren aber eine Zunahme von 198,4 % (p<0,001) gegeben (Tabelle 3.6-15). Bei letzterem Wert ist zu bedenken, daß durch das völlige Fehlen beziehungsweise eine äußerst geringe Masse von Nebenähren in den wassergestreßten Umgebungsluft-Behandlungen auf den beiden Bodentypen die prozentualen Steigerungen extrem waren. Nichtsdestotrotz ist aber auch unter guter Bewässerung durch hohes CO₂ mit +135,6 % eine um ein Vielfaches stärkere Zunahme als bei den Hauptähren (+5,7 %) gegeben.

Aufgrund der beschriebenen Verhältnisse ist auch die Reduktion der gesamten Ährenbiomasse durch Wasserstreß ganz entscheidend durch die Nebenähren geprägt. So konnte für die

Hauptähren ein Minus von 29,7 % verzeichnet werden und für die Nebenähren von 77,7 % (beide: $p < 0,001$).

Als Konsequenz aus den unterschiedlich stark ausgeprägten Reaktionen der Haupt- und Nebenähren auf die Behandlungen verschiebt sich auch deren prozentualer Anteil an der gesamten Ährenbiomasse. So war unter erhöhtem CO_2 der Anteil der Nebenähren gesteigert, während Wassermangel den Anteil der Hauptähren an der gesamten Ährenbiomasse erhöhte.

Auch der positive Cambisoleffekt war im Wesentlichen durch die Reaktion der Nebenähren geprägt. Dabei spielte hier das völlige Fehlen von Nebenähren unter Umgebungsluft und Wassermangel auf dem Tschernosem keine große Rolle, da ja auch auf dem Cambisol nur eine sehr geringe Masse verzeichnet wurde. Die mittlere Zunahme (+91,7 %) hatte als Hauptgrund die stärkere Förderung unter Umgebungsluft und bei guter Bewässerung (Tabelle 3.6-15).

Eine signifikante Interaktion zwischen dem Bodentyp und der Wasserversorgung galt sowohl für die Haupt- als auch für die Nebenähren. Während an den Ähren der Hauptsprosse die Cambisolförderung unter Wassermangel mit +42,1 % sehr viel stärker zum Tragen kam als unter guter Bewässerung (+5,3 %), war es an den Nebenähren umgekehrt. Hier betrug die Zunahme unter guter Bewässerung +111,6 % und bei Wassermangel +26,9 %.

Tabelle 3.6-15: Biomassen der Haupt- und der Nebenähren [$\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$] zur zweiten Ernte 1998

Behandlung	Ährenbiomasse [$\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$]	
	Hauptähren	Nebenähren
367, T, W+	649,1 ± 21,02	108,1 ± 16,15
650, T, W+	668,8 ± 26,72	288,5 ± 155,2
367, T, W-	360,7 ± 45,38	0,000 ± 0,000
650, T, W-	424,9 ± 126,3	121,6 ± 166,0
367, C, W+	666,1 ± 35,40	260,1 ± 71,58
650, C, W+	722,0 ± 65,72	579,0 ± 146,1
367, C, W-	472,8 ± 31,84	11,22 ± 9,796
650, C, W-	643,6 ± 34,24	143,0 ± 45,39
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)		
CO_2	0,005	<0,001
H_2O	<0,001	<0,001
Bodentyp	0,001	0,010
$\text{CO}_2 * \text{H}_2\text{O}$	ns	ns
$\text{CO}_2 * \text{Bodentyp}$	ns	ns
$\text{Bodentyp} * \text{H}_2\text{O}$	0,014	0,024
$\text{CO}_2 * \text{Bodentyp} * \text{H}_2\text{O}$	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 2: 10.+11.08.1998

Da 1999 bei der ersten Ernte nur in zwei der vier Behandlungen sehr wenige Nebenähren geerntet werden konnten, können für diese Ernte die Biomassen der Hauptähren praktisch als die gesamte Ährenbiomasse angesehen werden. CO₂ hatte einen negativen, Wassermangel einen positiven Einfluß, die aber beide nicht signifikant waren (Tabelle 3.6-16). Bei der zweiten Ernte, als erstmals in allen Behandlungen Haupt- und Nebenähren gebildet worden waren, führte hohes CO₂ zu einer signifikanten Förderung der Biomasse der Hauptähren um 17,4 %. Das Plus von 60,8 % an den Nebenähren war dagegen statistisch nicht abgesichert. Im weiteren Saisonverlauf schwächte sich der CO₂-Effekt zunächst ab, so daß bei Ernte drei nur noch ein Gewinn von 8,4 % an den Haupt- und 1,0 % an den Nebenähren zu verzeichnen war. Bei der Schlußernte war wieder eine stärkere Förderung gegeben, die an den Haupt- und Nebenähren im Gegensatz zu 1998 prozentual praktisch gleich groß ausfiel (+29,3 % vs. +30,0 %). Signifikant war die Reaktion jedoch nur an den Hauptähren. An den Nebenähren trat sogar die Situation auf, daß bei gleichzeitigem Wassermangel trotz CO₂-Erhöhung ein Rückgang der Biomasse vorlag.

In den wassergestreßten Behandlungen konnte bei der ersten Ernte eine nicht signifikante Zunahme der Biomassen von Haupt- und Nebenähren beobachtet werden (Tabelle 3.6-16). Bei der sehr geringen Erntemenge an Nebenähren ist hier erwähnenswert, daß überhaupt nur unter Wassermangel zu diesem Zeitpunkt schon Nebenähren gebildet worden waren. Für die Ernten zwei bis vier wurde für die Hauptähren eine geringe, nicht signifikante Zunahme der Biomasse von 6,2-8,4 % unter Wassermangel verzeichnet. Dagegen war die Biomasse der Nebenähren an diesen Terminen durch Wasserstreß reduziert worden. Mit 60,0 % war die Abnahme bei der zweiten Ernte am stärksten. Hier, genau wie bei der dritten Ernte, als die Reduktion 44,2 % ausmachte, konnte erhöhtes CO₂ die negativen Auswirkungen des Wassermangels abschwächen. Bei Ernte vier hingegen, als das Minus 52,9 % betrug, war unter hohem CO₂ der negative Effekt noch stärker ausgeprägt. Die gesamte Ährenbiomasse war an den Ernten zwei bis vier durch Wasserstreß reduziert worden, da die negativen Auswirkungen auf die Nebenähren die positiven auf die Hauptähren überwogen.

Tabelle 3.6-16: Biomassen der Haupt- und der Nebenähren[g*m⁻²] an allen vier Ernten 1999

	Ährenbiomasse [g*m ⁻²]							
	Ernte 1		Ernte 2		Ernte 3		Ernte 4	
Behandlung	HÄ	NÄ	HÄ	NÄ	HÄ	NÄ	HÄ	NÄ
383, W+	42,88 ± 12,62	0,000 ± 0,000	91,64 ± 9,151	36,81 ± 27,02	239,6 ± 58,33	106,2 ± 46,65	443,8 ± 30,97	293,3 ± 85,05
693, W+	36,81 ± 12,54	0,000 ± 0,000	102,3 ± 3,875	45,79 ± 23,16	252,7 ± 45,65	91,00 ± 10,61	599,4 ± 96,70	443,7 ± 189,8
383, W-	56,23 ± 14,00	1,108 ± 1,139	93,63 ± 4,862	7,525 ± 11,41	242,9 ± 9,692	46,61 ± 27,71	494,0 ± 65,90	178,1 ± 100,9
693, W-	51,68 ± 13,14	1,458 ± 2,526	115,2 ± 8,184	25,49 ± 12,92	270,3 ± 36,65	63,35 ± 34,99	613,5 ± 39,78	169,3 ± 99,99
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)								
CO ₂	ns	ns	0,004	ns	ns	ns	0,006	ns
H ₂ O	ns	ns	ns	ns	ns	0,050	ns	0,028
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; HÄ = Hauptähren; NÄ = Nebenähren; ns = nicht signifikant; Ernte 1: 24.06.1999; Ernte 2: 05.07.1999; Ernte 3: 13.07.1999; Ernte 4: 12.08.1999 (W+) und 23.08.1999 (W-)

Von den bisher dargestellten oberirdischen Bereichen der Pflanze sind unter dem Gesichtspunkt des kommerziellen Ertrages die Ähren bzw. deren Körner am wichtigsten. Im folgenden Abschnitt wird auf den Kornertrag, die Ertragskomponenten Kornzahl und Tausend-Korn-Gewicht sowie den Ernteindex bei der Reife der Pflanzen (Ernte zwei 1998 und Ernte vier 1999) eingegangen.

3.7 Ertragsdaten bei der Endernte

Wie beschrieben, konnten in beiden Versuchsjahren signifikante Einflüsse der Behandlungen auf die gesamte Ährenbiomasse bzw. auf die Biomassen von Haupt- oder Nebenähren festgestellt werden. Im weiteren wird nun aufgezeigt, inwieweit die Erträge und die einzelnen Ertragsparameter, die nur für die Endernten bestimmt wurden, in den unterschiedlichen Behandlungen variierten.

3.7.1 Kornertrag

Der gesamte Kornertrag der Weizenpflanzen wurde im Jahre 1998 durch die CO₂-Konzentration, die Wasserversorgung und den Bodentyp signifikant beeinflusst, wobei jedoch keine Interaktionen auftraten (Tabelle 3.7-1). Im Mittel konnte eine Steigerung des Ertrages

von 45,9 % gegenüber Umgebungsluft in den Behandlungen mit hohem CO₂ verzeichnet werden. Dabei profitierten besonders diejenigen Pflanzen, die gleichzeitig Wasserstreß ausgesetzt waren. Hier lag die Zunahme bei 56,6 %.

Wassermangel verkleinerte den gesamten Kornertrag. Die Reduktion betrug im Mittel der Behandlungen 45,1 %. Diese schädliche Wirkung konnte in geringem Maß von erhöhtem CO₂ reduziert werden. So war hier ein Minus von 42,7 % zu verzeichnen, unter Umgebungsluft dagegen eines von 48,6 %. Auf beiden Bodentypen erfolgte die Abnahme des Ertrages durch Wasserstreß in der gleichen Größenordnung.

Die auf dem Cambisol gewachsenen Pflanzen wiesen gegenüber denen vom Tschernosem einen erhöhten Ertrag auf (+39,1 %). Dabei profitierten diejenigen Pflanzen stärker, die gleichzeitig unter hohem CO₂ oder unter Wassermangel wuchsen.

Tabelle 3.7-1: Gesamtertrag, Ertrag der Hauptspresse und Ertrag der Seitensprosse [g*m⁻²] 1998, Ernte 2 (10.+11.08.1998)

Behandlung	Gesamtertrag	Ertrag Hauptspresse	Ertrag Seitensprosse
367, T, W+	573,2 ± 83,8	485,2 ± 75,4	88,0 ± 11,4
650, T, W+	807,3 ± 145,6	567,7 ± 19,4	239,6 ± 126,3
367, T, W-	299,8 ± 39,4	299,8 ± 39,4	0,0 ± 0,0
650, T, W-	440,3 ± 238,4	346,8 ± 119,2	93,5 ± 139,2
367, C, W+	788,3 ± 50,2	571,2 ± 24,5	217,2 ± 59,5
650, C, W+	1104,1 ± 180,4	617,7 ± 63,6	486,4 ± 119,3
367, C, W-	400,0 ± 29,2	391,5 ± 24,8	8,5 ± 7,4
650, C, W-	655,6 ± 62,9	542,2 ± 30,8	113,4 ± 37,9
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)			
CO ₂	<0,001	0,004	<0,001
H ₂ O	<0,001	<0,001	<0,001
Bodentyp	0,001	<0,001	0,009
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns
CO ₂ *Bodentyp	ns	ns	ns
Bodentyp*H ₂ O	ns	ns	0,020
CO ₂ *Bodentyp*H ₂ O	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant

Hatten diese Auswirkungen der Behandlungen auf die gesamten Erträge ihren Ursprung in Änderungen an den Haupt- oder den Nebensprossen? Bei Betrachtung der Werte fällt auf, daß die behandlungsbedingten Veränderungen prozentual betrachtet an den Seitensprossen viel stärker ausfielen als an den Hauptsprossen. So betrug unter erhöhtem CO₂ die Ertragszunahme an den Hauptsprossen mit 18,7 % nur ungefähr ein Zehntel von der der Seitensprosse (197,5 %). Wenngleich die Unterschiede bei Betrachtung der Veränderungen durch Trockenstreß (-29,5 % vs. -79,1 %) oder den Cambisol (+24,9 % vs. +96,0 %) nicht so

gravierend waren, war aber auch dort der Effekt an den Seitensprossen sehr viel stärker ausgeprägt als an den Hauptsprossen. Die Ursache hierfür wurde bereits bei der Betrachtung der Ährenbiomassen beschrieben. So konnten diejenigen Pflanzen, die unter Umgebungsluft und auf dem Tschernosem Wasserstreß ausgesetzt waren, keine Ähren ausbilden, die auf dem Cambisol nur sehr wenige. Somit ergaben sich starke prozentuale Veränderungen. Entscheidender als die reinen Prozentzahlen ist in diesem Fall jedoch, daß erhöhtes CO₂ dazu geführt hat, daß auf dem Tschernosem unter Wassermangel überhaupt ein pflanzlicher Kornsertrag zustande kam.

Eine Interaktion zweier Behandlungsparameter trat lediglich an den Seitensprossen auf. Hier existierte eine signifikante Beziehung zwischen dem Bodentyp und der Wasserversorgung der Pflanzen. So fiel die Förderung des Seitensproß-Ertrages durch den Cambisol unter guter Bewässerung deutlich stärker aus.

Für das Jahr 1999 konnten lediglich tendenzielle Effekte der Behandlungen auf den Gesamtertrag festgestellt werden (Tabelle 3.7-2). Die Zunahme unter erhöhtem CO₂ war geringer als 1998. Sie betrug im Mittel 35,0 %. Interessant ist auch, daß 1999 -im Gegensatz zu 1998- die gut bewässerten Pflanzen viel stärker profitierten (+47,0 %) als die wassergestreßten (+22,3 %).

Die Reduktion unter Wassermangel betrug im Mittel 15,8 %, wobei diese unter Umgebungsluft deutlich geringer war als unter hohem CO₂ (-8,8 % vs. -24,9 %). Bei der Aufteilung des Ertrages in den an Haupt- und Seitensprossen fällt auf, daß trotz Wassermangel an den Hauptsprossen höhere Erträge erzielt wurden. Allerdings waren diese nicht signifikant im Gegensatz zu der Reduktion an den Seitensprossen, die durch hohes CO₂ noch verstärkt wurde.

Der CO₂-Effekt auf die Erträge der Haupt- und Seitensprosse war prozentual nahezu gleich, jedoch nur an ersteren signifikant. Beiden gemein war auch die stärkere Förderung bei guter Wasserversorgung. Unter Wassermangel war an den Nebensprossen eine geringfügige Reduktion (-3,0 %) in den Behandlungen mit hohem CO₂ auszumachen.

Tabelle 3.7-2: Gesamtertrag, Ertrag der Hauptsprosse und Ertrag der Seitensprosse [$\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$] 1999, Ernte 4 (12.08.1999: W+ und 23.08.1999: W-)

Behandlung	Gesamtertrag	Ertrag Hauptsprosse	Ertrag Seitensprosse
383, W+	$566,3 \pm 97,5$	$337,0 \pm 35,2$	$229,4 \pm 62,4$
693, W+	$832,2 \pm 241,4$	$465,2 \pm 98,8$	$367,0 \pm 162,5$
383, W-	$529,6 \pm 144,7$	$384,1 \pm 68,6$	$145,4 \pm 78,2$
693, W-	$647,5 \pm 119,9$	$506,4 \pm 33,5$	$141,1 \pm 87,6$
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)			
CO ₂	ns	0,010	ns
H ₂ O	ns	ns	0,034
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant

Die Frage, ob die veränderten Erträge der Pflanzen stärker durch Änderungen der Kornzahl oder des Tausend-Korn-Gewichts bedingt sind, wird in den Abschnitten 3.7.2 und 3.7.3 behandelt.

3.7.2 Kornzahl

Eine der entscheidenden Größen, durch die der Ertrag bestimmt wird, ist die Anzahl der Körner. Je mehr Körner pro bepflanzter Fläche ausgebildet werden, desto höher ist der Ertrag. Im Jahre 1998 (Tabelle 3.7-3) wurde durch die Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration die gesamte Kornzahl signifikant um durchschnittlich 39,6 % gesteigert. Diese Zunahme war an den Nebenähren viel stärker als an den Hauptähren (+163,9 % vs. +11,2 %). Die Pflanzen, die auf dem Tschernosem wuchsen oder Wassermangel erlitten hatten, profitierten in größerem Ausmaß als die auf dem Cambisol bzw. die gut bewässerten. Die mittlere Zunahme lag etwas unter der des gesamten Ertrages, die 45,9 % betrug. Die Betrachtung der Werte getrennt nach Kornzahlen an Hauptähren und Nebenähren liefert das gleiche Ergebnis. Auch hier war die mittlere Förderung durch hohes CO₂ geringer als die Ertragsförderung.

Wassermangel führte im Mittel aller Behandlungen zu einer signifikanten Reduktion der gesamten Kornzahl (-42,1 %). Dabei waren die Nebenähren in stärkerem Ausmaß betroffen als die Hauptähren (-76,8 % vs. -22,4 %). Erhöhtes CO₂ konnte die negativen Auswirkungen des Wasserstress abmildern. Diese Ergebnisse decken sich gut mit den Reaktionen des Ertrages auf die Behandlungen. Lediglich an den Hauptähren war die Reduktion des Ertrages etwas stärker als die Abnahme der Kornzahl. Dagegen war an den Nebenähren die Kornzahl in prozentual ähnlichem Ausmaß reduziert wie der Ertrag der Seitensprosse.

In den Cambisol-Behandlungen wurden die Kornzahlen gegenüber den Tschernosem-Plots im Mittel um 46,5 % ($p < 0,001$) erhöht. Dabei konnten die Nebenähren in größerem Ausmaß profitieren als die Hauptähren (+106,9 % vs. +28,7 %).

Tabelle 3.7-3: Gesamte Kornzahl, Kornzahl der Hauptähren und Kornzahl der Nebenähren [Anzahl*m⁻²] 1998, Ernte 2 (10.+11.08.1998)

Behandlung	Gesamte Kornzahl	Kornzahl HÄ	Kornzahl NÄ
367, T, W+	13548 ± 1747	11011 ± 1714	2538 ± 98
650, T, W+	19288 ± 3607	12790 ± 214	6498 ± 3618
367, T, W-	7789 ± 957	7789 ± 957	0,0 ± 0,0
650, T, W-	11781 ± 6302	8911 ± 2771	2870 ± 3965
367, C, W+	21431 ± 1459	14232 ± 847	7198 ± 1598
650, C, W+	27550 ± 3602	14127 ± 801	13423 ± 2804
367, C, W-	11132 ± 424	10827 ± 530	305 ± 271
650, C, W-	16641 ± 1184	12930 ± 589	3711 ± 851
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)			
CO ₂	0,001	0,035	<0,001
H ₂ O	<0,001	<0,001	<0,001
Bodentyp	<0,001	<0,001	0,003
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns
CO ₂ *Bodentyp	ns	ns	ns
Bodentyp*H ₂ O	ns	ns	0,011
CO ₂ *Bodentyp*H ₂ O	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; HÄ = Hauptähren, NÄ = Nebenähren, ns = nicht signifikant

Die gesamte Kornzahl wurde 1999 durch Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration um durchschnittlich 23,2 % (nicht signifikant) gesteigert und damit in einem geringeren Umfang als 1998. Im Gegensatz zum Vorjahr fiel die Zunahme bei guter Bewässerung stärker aus als unter Wassermangel. An den Nebenähren war die Kornzahl trotz hohem CO₂ bei gleichzeitigem Wassermangel reduziert. Signifikant war der CO₂-Einfluß lediglich an den Hauptähren (Tabelle 3.7-4).

Genau wie 1998 fiel auch im Jahre 1999 die prozentuale Zunahme der Kornzahlen durch hohes CO₂ schwächer aus als die Steigerung des Ertrages. Ebenso wie für den Ertrag galt auch für die Kornzahlen, daß Pflanzen bei guter Bewässerung stärker vom CO₂-Effekt profitieren konnten als die bei Wassermangel gewachsenen, was gegensätzlich 1998 beobachtet wurde.

Die durch Wasserstreß bedingte Abnahme der durchschnittlichen Kornzahl fiel geringer aus als noch 1998 (-17,5 % vs. -42,1 %). Die Reaktionen von Haupt- und Nebenähren differierten. So wurde an den Nebenähren eine signifikante Abnahme beobachtet (-55,8 %), während an

den Hauptähren eine Zunahme von 12,7 % erzielt wurde, die jedoch nicht signifikant war. Erhöhtes CO₂ vermochte die Reaktion der Pflanzen auf den Wasserstreß nicht positiv zu beeinflussen.

Große Übereinstimmungen zeigen sich, wenn die Änderungen der Kornzahlen im Vergleich mit den Änderungen der Erträge betrachtet werden. So war die Ertragsreduzierung unter Wasserstreß mit -15,8 % in der gleichen Größenordnung wie die Abnahme der Kornzahlen. Auch konnte bei den Erträgen das unterschiedliche Verhalten der Hauptähren (Förderung trotz Wassermangel) und der Nebenähren (starke Reduktion bei Wasserstreß) beobachtet werden.

Tabelle 3.7-4: Gesamte Kornzahl, Kornzahl der Hauptähren und Kornzahl der Nebenähren [Anzahl*m⁻²] 1999, Ernte 4 (12.08.1999: W+ und 23.08.1999: W-)

Behandlung	Gesamte Kornzahl	Kornzahl HÄ	Kornzahl NÄ
383, W+	17147 ± 1091	10009 ± 610	7138 ± 776
693, W+	22963 ± 5129	12421 ± 1781	10541 ± 3952
383, W-	15649 ± 3269	11650 ± 1157	3999 ± 2152
693, W-	17439 ± 3324	13627 ± 1353	3812 ± 2130
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)			
CO ₂	ns	0,019	ns
H ₂ O	ns	ns	0,009
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; HÄ = Hauptähren, NÄ = Nebenähren, ns = nicht signifikant

Bestimmt wird die gesamte Kornzahl von der Ährenzahl der Pflanzen und der Zahl der Körner pro Ähre, die im folgenden dargestellt werden.

3.7.2.1 Ährenzahl pro Pflanze

Die Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration hatte 1998 eine höchst signifikante Zunahme der Ährenzahl pro Pflanze (Tabelle 3.7-5) um durchschnittlich 36,9 % zur Folge. Dabei fiel die prozentuale Zunahme unter Wassermangel mit 43,5 % noch deutlicher aus.

Eine höchst signifikante Reduktion der Ährenzahl pro Pflanze um 28,2 % bewirkte der Wasserstreß (Tabelle 3.7-5). Dabei hatten die Pflanzen unter Umgebungsluft oder auf dem Cambisol besonders starke Abnahmen zu verkraften. Der Cambisol selbst steigerte die Ährenzahl je Pflanze um 15,0 % (p = 0,051), wobei diese Förderung bei guter Bewässerung besonders ausgeprägt war.

Im Jahre 1999 (Tabelle 3.7-6) hatte im Gegensatz zu 1998 die Anzahl der Ähren pro Pflanze im Mittel durch CO₂-Erhöhung nur um unbedeutende 2,3 % (nicht signifikant) gesteigert

werden können. Dabei fiel auf, daß bei Wassermangel sogar eine Abnahme zu verzeichnen war, wohingegen 1998 unter dieser Konstellation die Pflanzen noch besonders profitiert hatten.

Unter Wassermangel wurde eine signifikante Reduktion der Ährenzahl je Pflanze um 30,1 % festgestellt (Tabelle 3.7-6), die somit in der gleichen Größenordnung war wie der Wert von 1998. Im Gegensatz zum Vorjahr konnte diesmal allerdings durch CO₂-Zugabe keine Abschwächung des negativen Einflusses erzielt werden.

Tabelle 3.7-5: Ähren/Pflanze und Körner/Ähre 1998, Ernte 2 (10.+11.08.1998)

Behandlung	Ähren/Pflanze	Körner/Ähre
367, T, W+	1,389 ± 0,069	27,69 ± 3,02
650, T, W+	1,722 ± 0,391	32,01 ± 1,23
367, T, W-	1,000 ± 0,000	22,13 ± 2,72
650, T, W-	1,511 ± 0,372	21,44 ± 7,20
367, C, W+	1,633 ± 0,176	37,54 ± 4,41
650, C, W+	2,278 ± 0,347	34,45 ± 0,88
367, C, W-	1,067 ± 0,067	29,75 ± 2,48
650, C, W-	1,467 ± 0,067	32,23 ± 1,16
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)		
CO ₂	<0,001	ns
H ₂ O	<0,001	<0,001
Bodentyp	ns	<0,001
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns
CO ₂ *Bodentyp	ns	ns
Bodentyp*H ₂ O	ns	ns
CO ₂ *Bodentyp*H ₂ O	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 2: 10.+11.08.1998

3.7.2.2 Kornzahl pro Ähre

Neben der Anzahl an Ähren je Pflanze wird die Kornzahl noch von der Zahl der Körner pro Ähre festgelegt. Tabelle 3.7-5 zeigt, daß CO₂ 1998 lediglich einen geringen positiven Effekt (+2,6 %) ausübte, der auch nicht statistisch abgesichert werden konnte.

Wassermangel verursachte eine höchst signifikante Abnahme um 19,8 %. Dabei zeigte sich auf den beiden Bodentypen ein beträchtlicher Unterschied, wurde doch auf dem Tschernosem mit -27,0 % eine fast doppelt so große Reduktion erzielt wie auf dem Cambisol (-13,9 %).

Beim direkten Vergleich der beiden Bodentypen wiesen die Pflanzen, die auf dem Cambisol gewachsen waren, eine um durchschnittlich 29,7 % gesteigerte Anzahl an Körnern pro Ähre auf (Tabelle 3.7-5). Diese Förderung fiel unter Umgebungsluft bzw. bei Wassermangel noch etwas kräftiger aus.

Im Jahre 1999 (Tabelle 3.7-6) war die Kornzahl je Ähre, die 1998 in hohem CO₂ nahezu unverändert geblieben war, um statistisch signifikante 20,1 % erhöht. Auch der Wasserstreß hatte einen anderen Effekt im Vergleich zum ersten Versuchsjahr. So war 1999 trotz reduziertem Wasserangebot die Kornzahl pro Ähre um 18,0 % ($p = 0,009$) gesteigert.

Tabelle 3.7-6: Ähren/Pflanze und Körner/Ähre 1999, Ernte 4 (12.08.1999: W+ und 23.08.1999: W-)

Behandlung	Ähren/Pflanze	Körner/Ähre
383, W+	$1,978 \pm 0,222$	$24,89 \pm 1,97$
693, W+	$2,145 \pm 0,386$	$30,57 \pm 3,18$
383, W-	$1,478 \pm 0,222$	$30,06 \pm 2,14$
693, W-	$1,400 \pm 0,167$	$35,40 \pm 2,68$
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)		
CO ₂	ns	0,006
H ₂ O	0,003	0,009
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant; Ernte 4: 12.08.1999 (W+) und 23.08.1999 (W-)

3.7.3 Tausend-Korn-Gewicht

Bei Betrachtung der mittleren Tausend-Korn-Gewichte (TKG) ist Folgendes zu beachten. Bei der Berechnung dieser Werte konnte nicht einfach ein Mittelwert aus dem TKG der Hauptähren und dem der Nebenähren gebildet werden, da die Anzahl der Körner an Haupt- und Nebenähren differierte. Deshalb wurde bei der Bildung ein gewichteter Mittelwert gebildet. So wurde das TKG bei der Bildung des Mittelwertes stärker berücksichtigt, welches auf einer größeren Anzahl von Körnern beruhte. Dies kann aber zu folgender Situation führen: Beim Vergleich der Behandlungen 367, T, W+ und 650, T, W+ (Tabelle 3.7-7) fällt auf, daß bei hohem CO₂ das mittlere TKG niedriger ist als in Umgebungsluft, obwohl das TKG der Haupt- und das der Nebenähren bei getrennter Betrachtung unter hohem CO₂ jeweils höher sind. Der Grund ist, daß bei Umgebungsluft das höhere TKG der Hauptähren und bei hohem CO₂ das niedrigere TKG der Nebenähren größeren Einfluß ausüben. Gleiches gilt für den Tschernosem auch bei schlechter Bewässerung.

Erhöhtes CO₂ führte 1998 im Mittel zu einer nicht signifikanten Steigerung des TKG (3,1 %), während an den Nebenähren ein Plus von 55,1 % galt (Tabelle 3.7-7). Die Ursache liegt in der Bildung des mittleren TKG (siehe oben). Wassermangel führte zu einer statistisch abgesicherten Reduktion des TKG, die an den Nebenähren besonders stark ausgeprägt war, da auf dem Tschernosem unter Umgebungsluft keine Körner gebildet wurden und somit das

TKG nicht ermittelt werden konnte. Der Cambisol bewirkte im Mittel an den Hauptföhren eine Reduktion des TKG und an den Nebenföhren eine prozentuale Zunahme. Letztere beruht darauf, daß -wie bereits erwähnt- unter Umgebungsluft und gleichzeitigem Wassermangel keine Körner gebildet wurden und somit das TKG nicht bestimmt wurde.

Tabelle 3.7-7: Tausend-Korn-Gewichte (TKG) [g] 1998, Ernte 2 (10.+11.08.1998)

Behandlung	Mittleres TKG	TKG-HÄ	TKG-NÄ
367, T, W+	42,25 ± 1,51	44,08 ± 1,22	34,59 ± 3,15
650, T, W+	41,88 ± 0,34	44,39 ± 1,62	37,21 ± 2,21
367, T, W-	38,52 ± 2,24	38,52 ± 2,24	n.b.
650, T, W-	37,10 ± 2,75	38,57 ± 2,15	26,76 ± 8,95
367, C, W+	36,87 ± 2,89	40,19 ± 2,12	30,76 ± 7,79
650, C, W+	39,97 ± 1,80	43,66 ± 2,35	36,07 ± 1,58
367, C, W-	35,92 ± 1,20	36,19 ± 2,14	18,55 ± 16,10
650, C, W-	39,35 ± 0,95	41,92 ± 0,69	30,09 ± 3,27
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)			
CO ₂	ns	0,007	0,001
H ₂ O	0,006	<0,001	<0,001
Bodentyp	0,031	ns	ns
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	0,022
CO ₂ *Bodentyp	0,020	0,012	ns
Bodentyp*H ₂ O	0,046	ns	0,039
CO ₂ *Bodentyp*H ₂ O	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; HÄ = Hauptföhren, NÄ = Nebenföhren, ns = nicht signifikant, n.b. = nicht bestimmt (keine Ausbildung von Körnern in den Nebenföhren)

Im Jahre 1999 war das Tausend-Korn-Gewicht (TKG) im Mittel in den hohen CO₂-Behandlungen um 9,9 % (nicht signifikant) gesteigert gegenüber den Kammern mit Umgebungsluft. Diese Zunahme war unabhängig von der Wasserversorgung der Pflanzen (Tabelle 3.7-8).

Bei getrennter Betrachtung der Tausend-Korn-Gewichte an den Haupt- und den Nebenföhren fallen deutliche Unterschiede in der Reaktion auf die verschiedenen Behandlungen auf. So war die Förderung des TKG durch Erhöhung der CO₂-Konzentration mit 11,9 % an den Hauptföhren viel stärker als an den Nebenföhren, wo lediglich ein Gewinn von 2,6 % verbucht werden konnte. Weiterhin zeigt sich, daß die Hauptföhren der wassergestreßten Pflanzen stärker profitieren konnten, während an den Nebenföhren dagegen bei gleichzeitigem Wassermangel trotz CO₂-Erhöhung eine leichte Reduktion des TKG auszumachen war (-1,8 %). Insgesamt läßt sich sagen, daß der positive Einfluß der erhöhten CO₂-Konzentration auf das TKG entschieden kleiner ausfiel als auf den Ertrag, welcher unter hohem CO₂ um 35,0 % gesteigert war.

Wassermangel hatte keine signifikanten Auswirkungen auf das Tausend-Korn-Gewicht. Im Mittel war eine Steigerung des TKG um 2,5 % zu beobachten. Diese mittlere Zunahme beruhte allerdings ausschließlich auf den stark erhöhten Werten an den Nebenähren (+8,7 %), während an den Hauptähren eine geringe Abnahme (-1,3 %) zu verzeichnen war. Das Verhalten an den Haupt- und Nebenähren ist somit umgekehrt im Vergleich zum Ertrag, der an den Nebenähren unter Wasserstreß stark reduziert war, während er an den Hauptähren unter Wassermangel Steigerungen aufwies. Interaktionen zwischen der CO₂-Erhöhung und der Wasserversorgung des Bodens konnten nicht festgestellt werden.

Tabelle 3.7-8: Tausend-Korn-Gewichte (TKG) [g] 1999, Ernte 4 (12.08.1999: W+ und 23.08.1999: W-)

Behandlung	Mittleres TKG	TKG-HÄ	TKG-NÄ
383, W+	32,97 ± 4,84	33,76 ± 4,19	31,77 ± 6,03
693, W+	35,92 ± 2,28	37,22 ± 2,64	34,23 ± 2,37
383, W-	33,49 ± 2,79	32,79 ± 2,80	36,22 ± 1,54
693, W-	37,15 ± 1,51	37,25 ± 1,64	35,55 ± 4,63
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)			
CO ₂	ns	0,049	ns
H ₂ O	ns	ns	ns
CO ₂ *H ₂ O	ns	ns	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; HÄ = Hauptähren, NÄ = Nebenähren, ns = nicht signifikant

Zusammenfassend läßt sich für das Jahr 1998 festhalten, daß die Veränderungen des Ertrages durch hohes CO₂ und durch Wassermangel sowohl vom TKG als auch von der Kornzahl abhingen, während das Plus auf dem Cambisol stärker durch eine gesteigerte Kornzahl verursacht war. 1999 war die Reaktion des Ertrages auf erhöhtes CO₂ sowohl durch erhöhte Kornzahlen als auch durch gesteigerte Tausend-Korn-Gewichte bedingt. Reaktionen auf Wassermangel dagegen hatten ihre wesentliche Ursache in Änderungen der Kornzahlen. So war an den Hauptähren der Ertrag trotz Wassermangel gesteigert, genau wie die Kornzahl. Das TKG dagegen war nahezu unverändert. An den Nebenähren war die Kornzahl sogar noch etwas stärker reduziert als der Ertrag. Hier vermochte es ein erhöhtes Tausend-Korn-Gewicht das Minus an Körnern ein wenig zu kompensieren.

3.7.4 Ernteindex

Der Ernteindex ist als Verhältnis des Kornertrages zur gesamten oberirdischen Biomasse definiert. Im ersten Versuchsjahr, 1998, hatte die Erhöhung des atmosphärischen CO₂ im Mittel keine signifikanten Auswirkungen auf den Ernteindex (Tabelle 3.7-9). Es fällt aber auf, daß bei gleichzeitiger guter Bewässerung hohes CO₂ fördernd wirkte (+5,8 %), bei Wassermangel jedoch nicht (-4,6 %).

Die unterschiedliche Wasserversorgung übte einen signifikanten Einfluß auf den Ernteindex aus. So war durch Wassermangel ein mittleres Minus von 8,3 % (von 0,506 auf 0,465) zu verzeichnen. Dieses war in beiden Bodentypen gleich ausgeprägt. Erhöhtes CO₂ verstärkte im Vergleich mit Umgebungsluft unter Bedingungen des Wassermangels noch die Abnahme des Ernteindex.

Auf dem Cambisol wurde ein um 7,2 % (nicht signifikant) erhöhter Ernteindex festgestellt im Vergleich zum Tschernosem. Dabei profitierten die Pflanzen unter hohem CO₂ mehr als die in der Umgebungsluft gewachsenen.

Tabelle 3.7-9: Ernteindex in 1998, Ernte 2 (10.+11.08.1998)

Behandlung	Ernteindex
367, T, W+	0,465 ± 0,074
650, T, W+	0,515 ± 0,010
367, T, W-	0,477 ± 0,008
650, T, W-	0,416 ± 0,096
367, C, W+	0,519 ± 0,007
650, C, W+	0,526 ± 0,004
367, C, W-	0,474 ± 0,006
650, C, W-	0,491 ± 0,015
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)	
CO ₂	ns
H ₂ O	0,033
Bodentyp	ns
CO ₂ *H ₂ O	ns
CO ₂ *Bodentyp	ns
Bodentyp*H ₂ O	ns
CO ₂ *Bodentyp*H ₂ O	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant

1999 hatte die Erhöhung der CO₂-Konzentration im Gegensatz zum Vorjahr eine deutliche Steigerung des Ernteindex um 11,3 % (von 0,411 auf 0,458) zur Folge. Diese signifikante Zunahme erfolgte unabhängig von der Wasserversorgung der Pflanzen (Tabelle 3.7-10).

Ein leichter, aber nicht signifikanter Anstieg des Ernteindex um 5,3 % konnte unter Wassermangel verzeichnet werden. Interaktionen zwischen der CO₂-Konzentration und der Wasserversorgung waren nicht gegeben.

Tabelle 3.7-10: Ernteindex in 1999, Ernte 4 (12.08.1999: W+ und 23.08.1999: W-)

Behandlung	Ernteindex
383, W+	0,401 ± 0,016
693, W+	0,445 ± 0,038
383, W-	0,421 ± 0,028
693, W-	0,470 ± 0,018
Ergebnisse der Varianzanalyse (ANOVA)	
CO ₂	0,016
H ₂ O	ns
CO ₂ *H ₂ O	ns

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1; ns = nicht signifikant

3.8 Gaswechsellmessungen

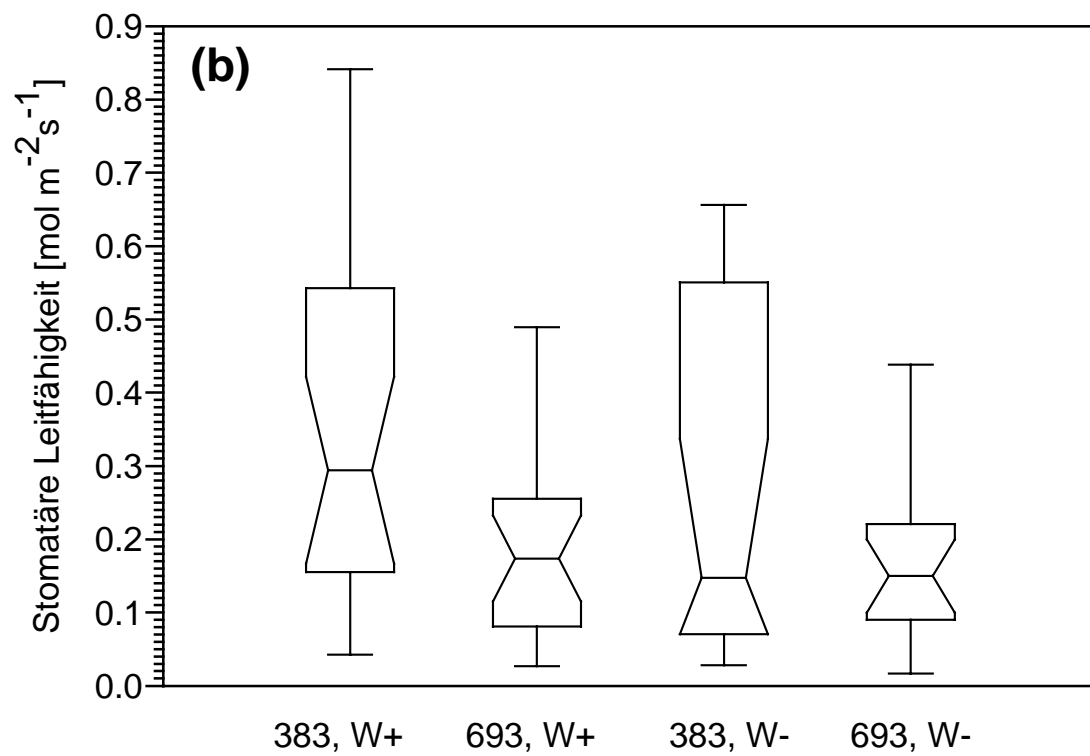
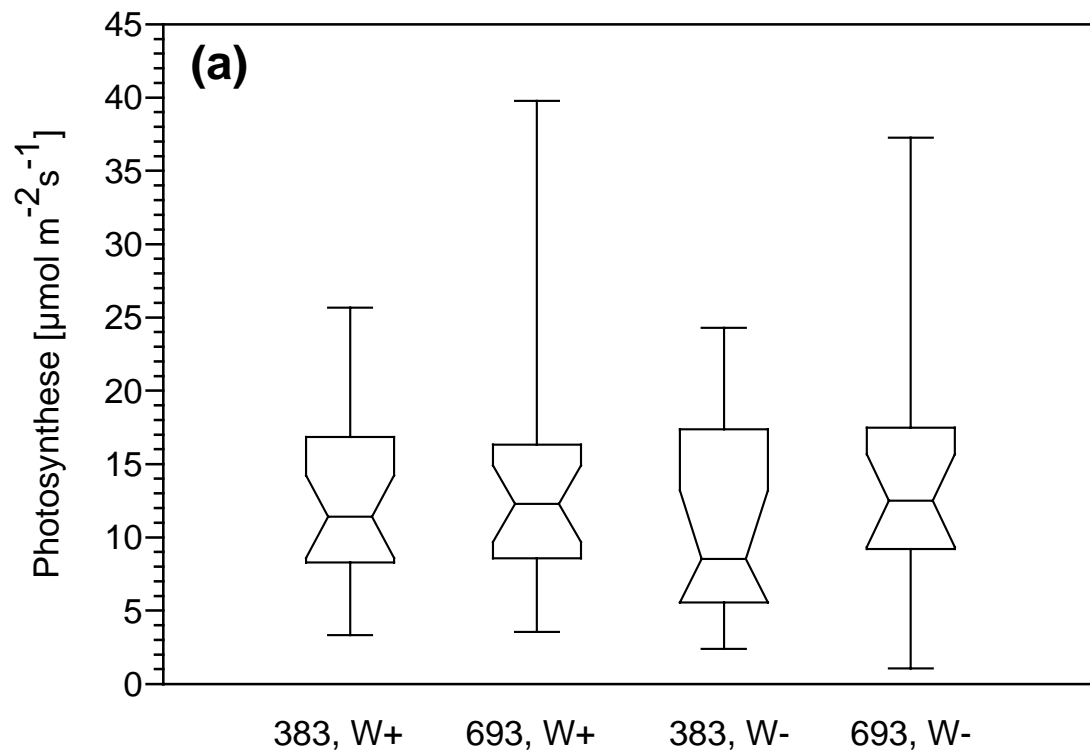
3.8.1 Photosynthesemessungen

Abbildung 3.8-1 zeigt die im Jahre 1999 gemessenen Photosynthese-Leistungen der Weizenpflanzen in den vier verschiedenen Behandlungen in Form von "Notch-box"-Diagrammen. Bei hohen CO_2 -Konzentrationen war der Median erhöht, unabhängig von der Wasserversorgung der Pflanzen. Der höchste aufgenommene Wert für die Photosynthese (A) betrug $39,78 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ und wurde in einer gut bewässerten Behandlung unter hohem CO_2 erzielt. Auch unter Bedingungen des Wassermangels wurde das Maximum für A unter hohem CO_2 erzielt ($37,26 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Hier ist allerdings zu berücksichtigen, daß dieser Wert an Kalendertag 173 erzielt wurde, also exakt einen Tag nach Beendigung des ersten Austrocknungszyklus und der Bewässerung der Pflanzen. Folglich war bei dieser Messung die Pflanze nicht akutem Wasserstreß ausgesetzt. Im Saisonmittel betrachtet führte erhöhtes CO_2 bei gemeinsamer Betrachtung beider Bewässerungsstufen zu einer Steigerung der Photosynthese von 12,2 auf $13,7 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Wassermangel hatte eine Reduktion von 13,3 auf $12,4 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ zur Folge.

Auch die stomatären Leitfähigkeiten (Abbildung 3.8-1) lassen einen Einfluß der Behandlungen erkennen. So wurden in beiden Bewässerungsstufen unter Umgebungsluft deutlich höhere Maximalwerte erreicht als unter hohem CO_2 . Wassermangel selbst reduzierte die hohen stomatären Leitfähigkeiten. Bei Betrachtung der Saisonmittelwerte ergibt sich eine Abnahme von 0,319 auf $0,168 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durch hohes CO_2 und von 0,260 auf $0,225 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durch Wassermangel.

Das Verhältnis der internen zur externen CO_2 -Konzentration (C_i/C_a) zeigte eine generelle Abnahme sowohl unter CO_2 -Erhöhung als auch unter Wassermangel (Abbildung 3.8-1) und unterstreicht somit die Ergebnisse der stomatären Leitfähigkeit.

Die Erhöhung der atmosphärischen CO_2 -Konzentration resultierte in einer verbesserten photosynthetischen Wassernutzungseffizienz der Weizenpflanzen (Abbildung 3.8-1). Der Mittelwert war bei gemeinsamer Betrachtung beider Bewässerungsstufen deutlich erhöht (Umgebungsluft: 1,952 vs erhöhtes CO_2 : $2,794 \mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$). Die unterschiedliche Wasserversorgung spielte dagegen im Saisonmittel praktisch keine Rolle (W^+ : $2,372 \mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ vs. W^- : $2,361 \mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$).



Bildunterschrift siehe nächste Seite.

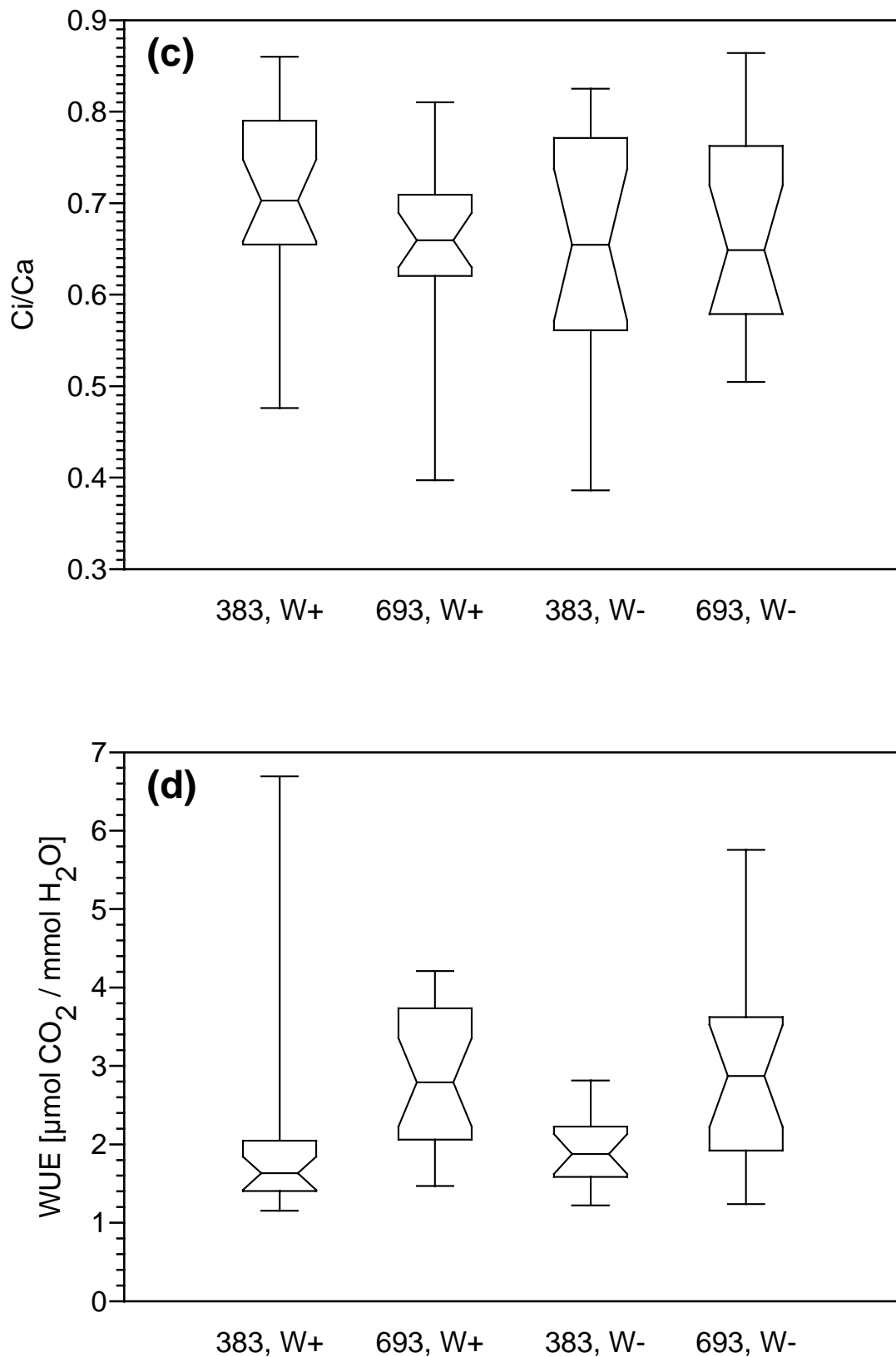


Abbildung 3.8-1: Reaktionen der pflanzlichen Photosynthese (a), der stomatären Leitfähigkeit (b), des Verhältnisses der internen und externen CO_2 -Konzentration (c) sowie der Wassernutzungseffizienz = WUE (d) auf CO_2 -Erhöhung und Wassermangel 1999

Die Photosynthese wurde im Saisonverlauf erfaßt (Stadium 41: die Blattscheide des Fahnenblattes dehnt sich; bis Stadium 85: Körner haben das maximale Frischgewicht und verlieren ihre grüne Färbung). Für alle vier Behandlungen war eine Abnahme der Photosyntheseleistung mit fortlaufender Entwicklung zu erkennen. Die linearen Regressionen zeigen eine recht gute Anpassung (Abbildung 3.8-2).

Unter erhöhtem CO_2 waren die Photosyntheseraten in den Wachstumsstadien 59 (Meßtage 178, 179), 77 (Meßtage 197, 199, 200) und 85 (Meßtage 209, 210) gesteigert. Durchgeführte LSD-Tests konnten jedoch in keinem dieser Stadien signifikante Änderungen der Photosynthese durch die verschiedenen CO_2 -Konzentration aufzeigen.

Der Einfluß des Wasserstresses auf die Photosynthese war im Verlauf der Meßperiode als eher negativ zu bezeichnen. Im Stadium 85 (Meßtage 209 und 210) war die durch Wassermangel bedingte Reduktion der Werte unter Umgebungsluft signifikant ($p=0,025$).

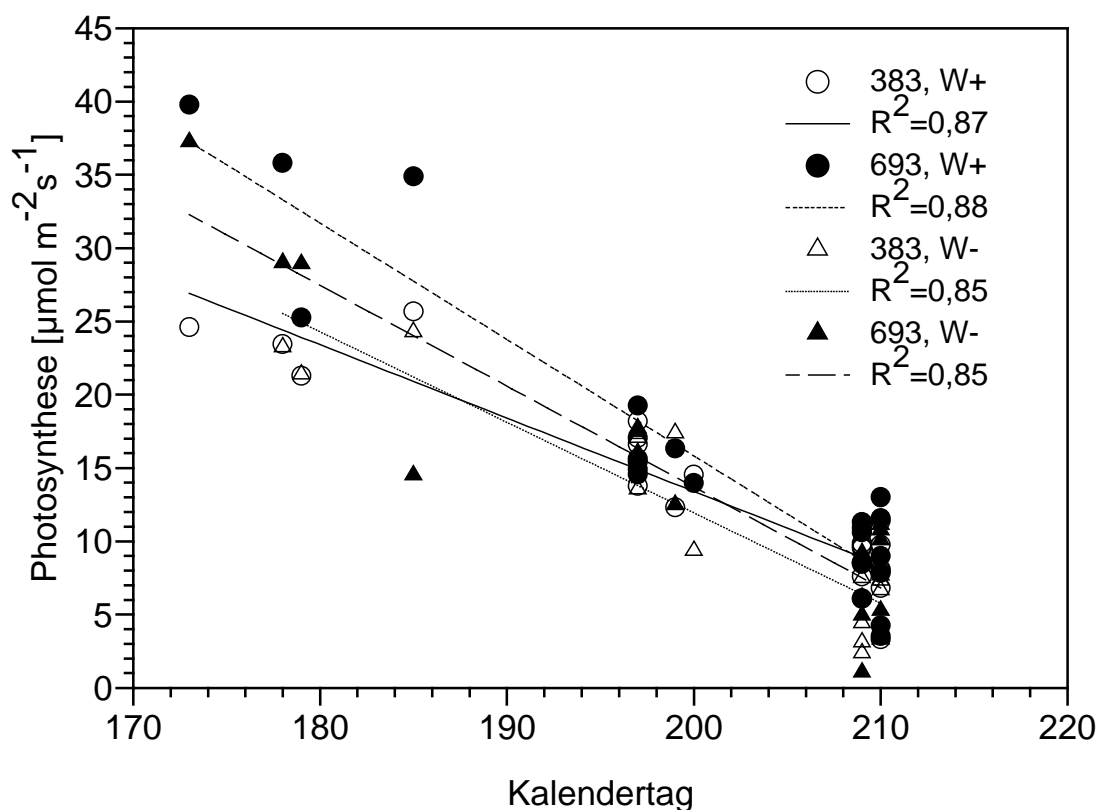


Abbildung 3.8-2: Einfluß von CO_2 und Bewässerung auf die Photosyntheseleistung (A) im Saisonverlauf

Die stomatäre Leitfähigkeit nahm in allen Behandlungen mit dem Fortschreiten der Vegetationsphase ab. Unter erhöhtem CO_2 waren die Leitfähigkeiten bei Betrachtung der Regressionsgeraden reduziert (Abbildung 3.8-3). Der für die Stadien 59, 77 und 85 durchgeführte LSD-Test zeigte im Stadium 77 in beiden Bewässerungsstufen (W+: $p<0,001$;

W-: $p=0,036$) und im Stadium 85 unter guter Bewässerung ($p=0,030$) eine statistisch abgesicherte Abnahme.

Wassermangel beeinflusste die stomatäre Leitfähigkeit. Für das Stadium 85 konnte unter Umgebungsluft eine durch Wassermangel bedingte Reduktion ($p=0,003$) festgestellt werden.

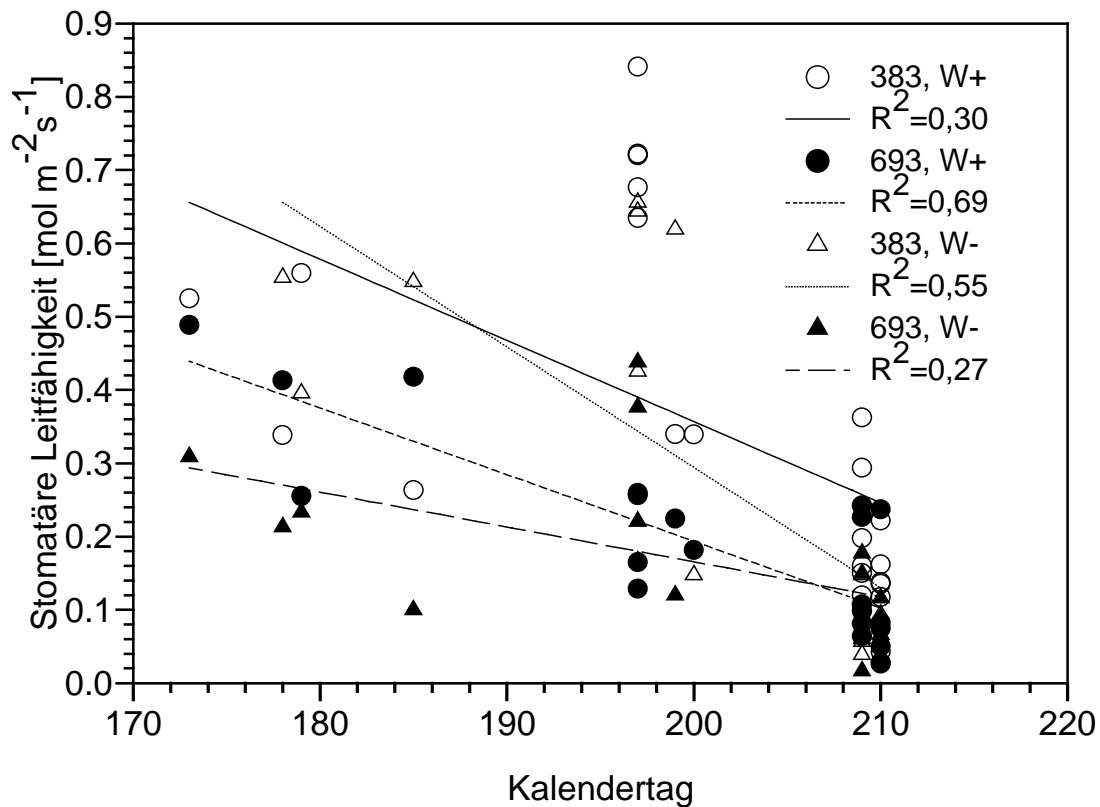


Abbildung 3.8-3: Einfluß von CO_2 und Bewässerung auf die stomatäre Leitfähigkeit (g_s) im Saisonverlauf

Mit zunehmendem Alter der Pflanzen nahm die Wassernutzungseffizienz der Photosynthese (Abbildung 3.8-4) ab. Die Erhöhung der atmosphärischen CO_2 -Konzentration bewirkte im Saisonverlauf bei gleichzeitiger guter Bewässerung eine relative Verbesserung. Bei gleichzeitigem Wassermangel dagegen wurde der positive CO_2 -Effekt mit fortschreitender Zeit kleiner. Die LSD-Tests zeigten bei guter Bewässerung einen signifikanten Effekt des CO_2 für die Stadien 77 und 85 an. Bei Wassermangel waren Trends für die Stadien 59 und 77 ($p=0,058$ und $p=0,064$) auszumachen.

Wassermangel verursachte unter Umgebungsluft zunächst eine schlechtere photosynthetische Wassernutzungseffizienz, die jedoch bei den Messungen am Ende der Saison nicht mehr gegeben war. Bei erhöhtem CO_2 stellte sich die Situation umgekehrt dar. Hier war die Effizienz durch Wasserstreß zunächst verbessert, später in der Saison jedoch nicht mehr. Die

LSD-Tests zeigten für alle drei untersuchten Wachstumsstadien keine signifikanten Behandlungseffekte auf.

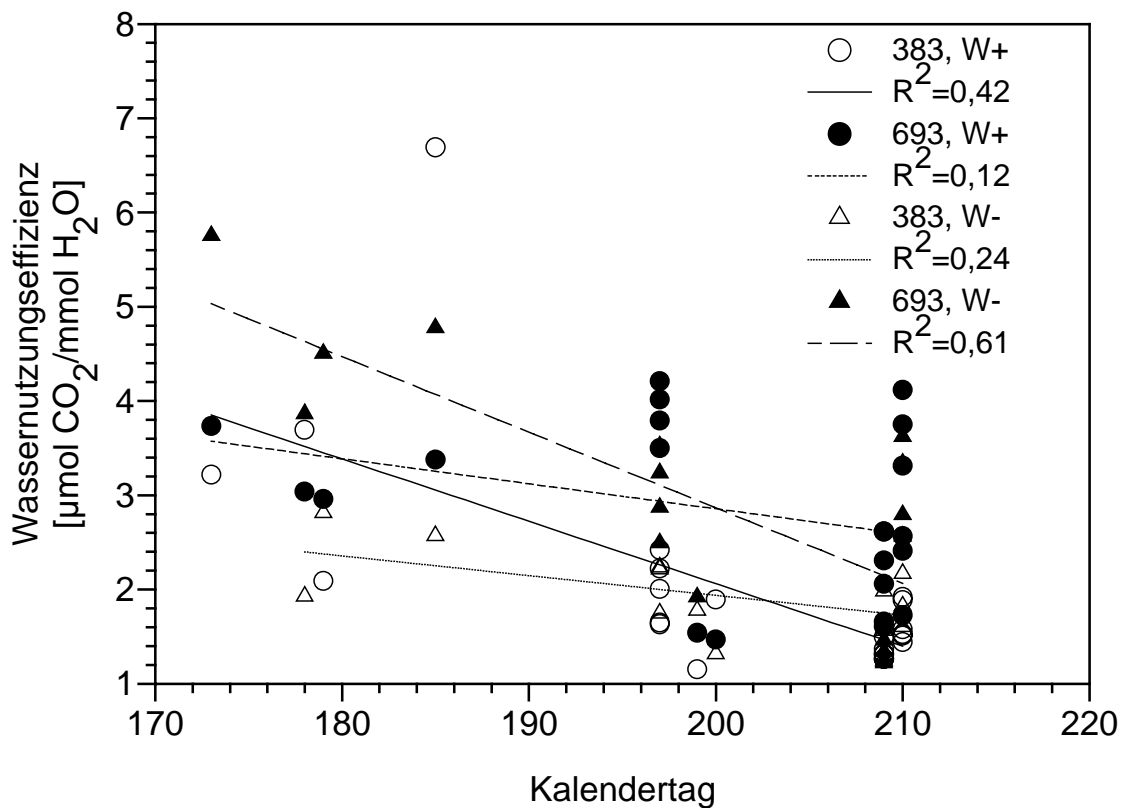


Abbildung 3.8-4: Einfluß von CO_2 und Bewässerung auf die Wassernutzungseffizienz (WUE) im Saisonverlauf

Abbildung 3.8-5 zeigt für die Stadien 59, 77 und 85 die durch erhöhtes CO_2 bzw. durch Wassermangel verursachten prozentualen Veränderungen der Photosynthese. Bei gleichzeitiger guter Bewässerung ist die Abnahme des Photosynthesegewinns von 36,5 % auf 2,3 % (Stadium 77) bzw. 6,7 % (Stadium 85) unter erhöhtem CO_2 mit fortschreitender Entwicklung der Pflanzen durch eine lineare Regression gut beschrieben. Bei gleichzeitigem Wasserstreß konnte zwar in allen drei Stadien unter hohem CO_2 eine gesteigerte Photosynthese ausgemacht werden, aber es war keine eindeutige Beziehung der Werte mit fortschreitender Entwicklung gegeben. Wassermangel führte in beiden CO_2 -Konzentrationen erst im Stadium 85 zu einer deutlichen prozentualen Verringerung der Photosynthese (Abbildung 3.8-5).

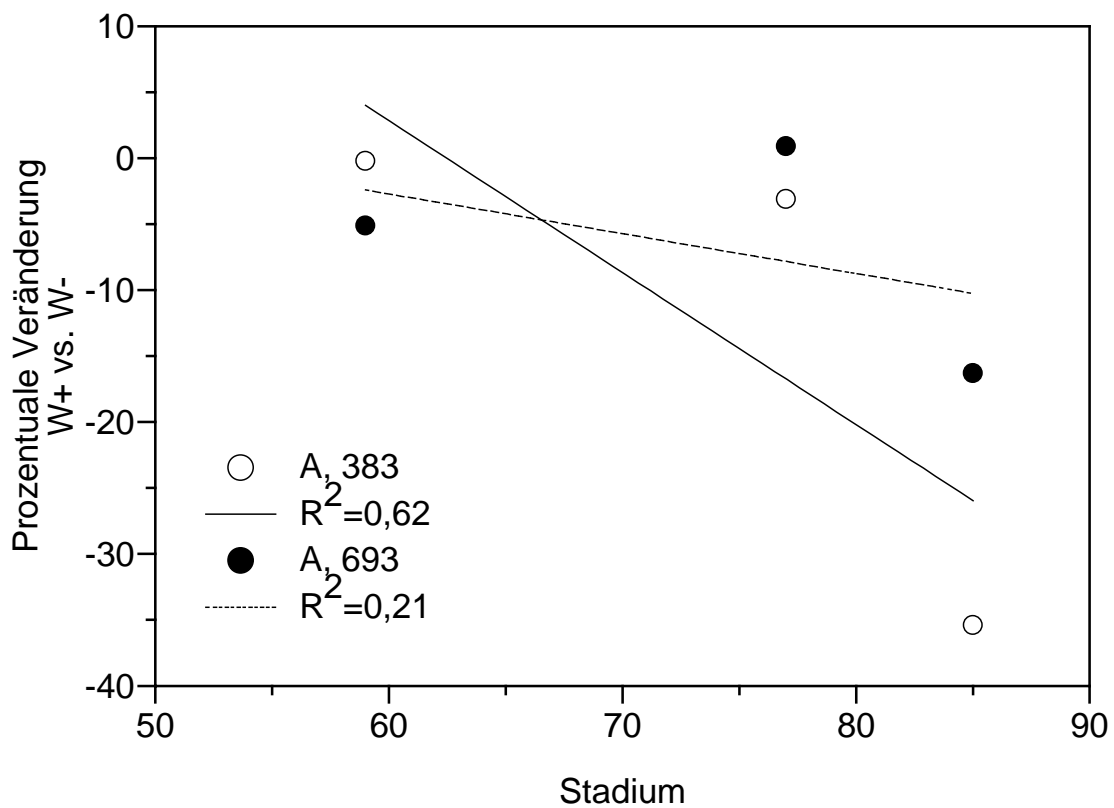
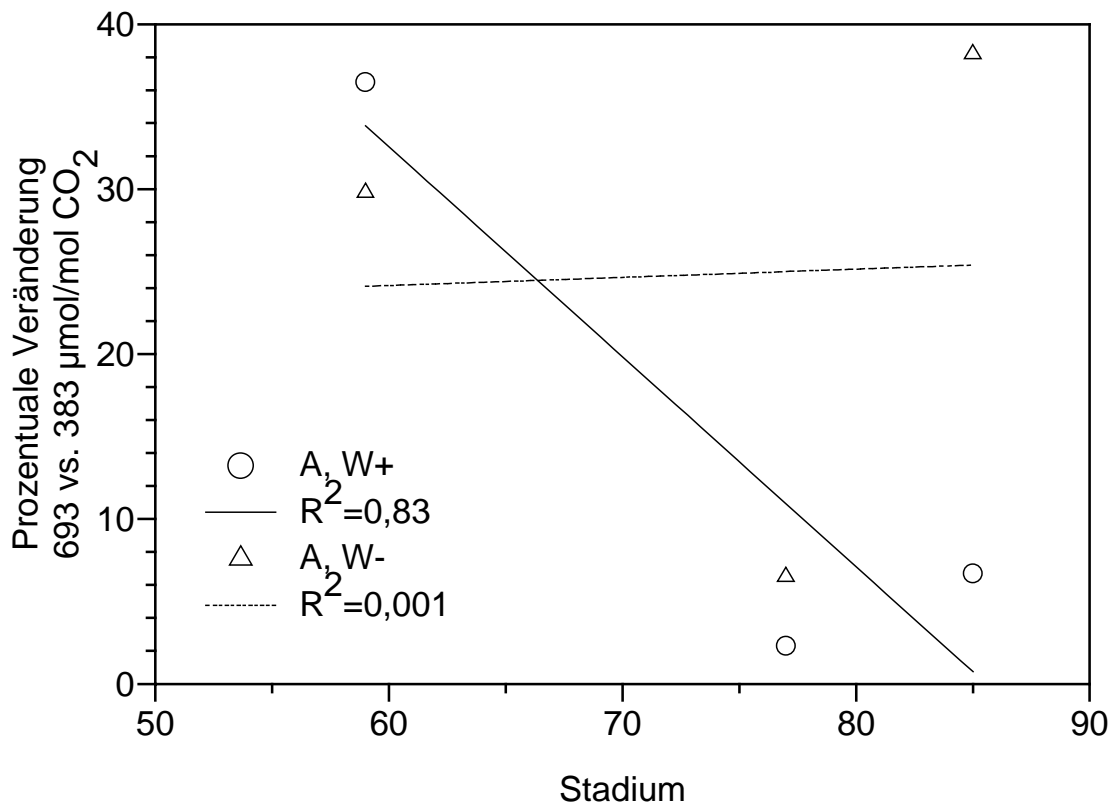


Abbildung 3.8-5: Prozentuale Veränderungen der Photosynthese (A) verursacht durch hohes CO_2 (oben) oder Wassermangel (unten) in den Stadien 59, 77 und 85. W+ und W-: gute bzw. schlechte Bewässerung. 383 und 693: CO_2 -Konzentration [$\mu\text{mol mol}^{-1}$].

Die stomatäre Leitfähigkeit war bei gleichzeitiger guter Bewässerung unter hohem CO₂ in allen drei Stadien deutlich verringert (-25,6 % bis -66,8 %). Bei gleichzeitigem Wasserstreß bewirkte hohes CO₂ nur im Stadium 59 und 77, nicht aber im Stadium 85 eine Reduktion der Leitfähigkeit (Abbildung 3.8-6).

Wassermangel führte mit zunehmender Dauer unter Umgebungsluft zu einer Abnahme der stomatären Leitfähigkeit, die mit einer linearen Regression recht gut beschrieben werden kann. Unter erhöhtem CO₂ waren sowohl starke Reduktionen als auch eine erhöhte Leitfähigkeit zu beobachten.

Abbildung 3.8-7 zeigt die prozentualen Veränderungen der Wassernutzungseffizienz der Photosynthese für die Stadien 59, 77 und 85. Der je nach Bewässerung unterschiedliche CO₂-Effekt mit fortschreitender Entwicklung ist eindeutig zu erkennen und wird durch die Regressionen gut beschrieben. Bei Wassermangel ist ein Rückgang auf nahezu ein Drittel der anfänglichen prozentualen Förderung festzustellen.

Deutlich ist auch zu erkennen, daß bei Wasserstreß unter Umgebungsluft eine zunächst auftretende Verschlechterung der photosynthetischen Wassernutzungseffizienz sich in eine Förderung verwandelt. Unter erhöhtem CO₂ dagegen war die anfangs starke Förderung (+39,5 %) am Ende der Saison in eine Minderung (-14,5 %) umgeschlagen (Abbildung 3.8-7).

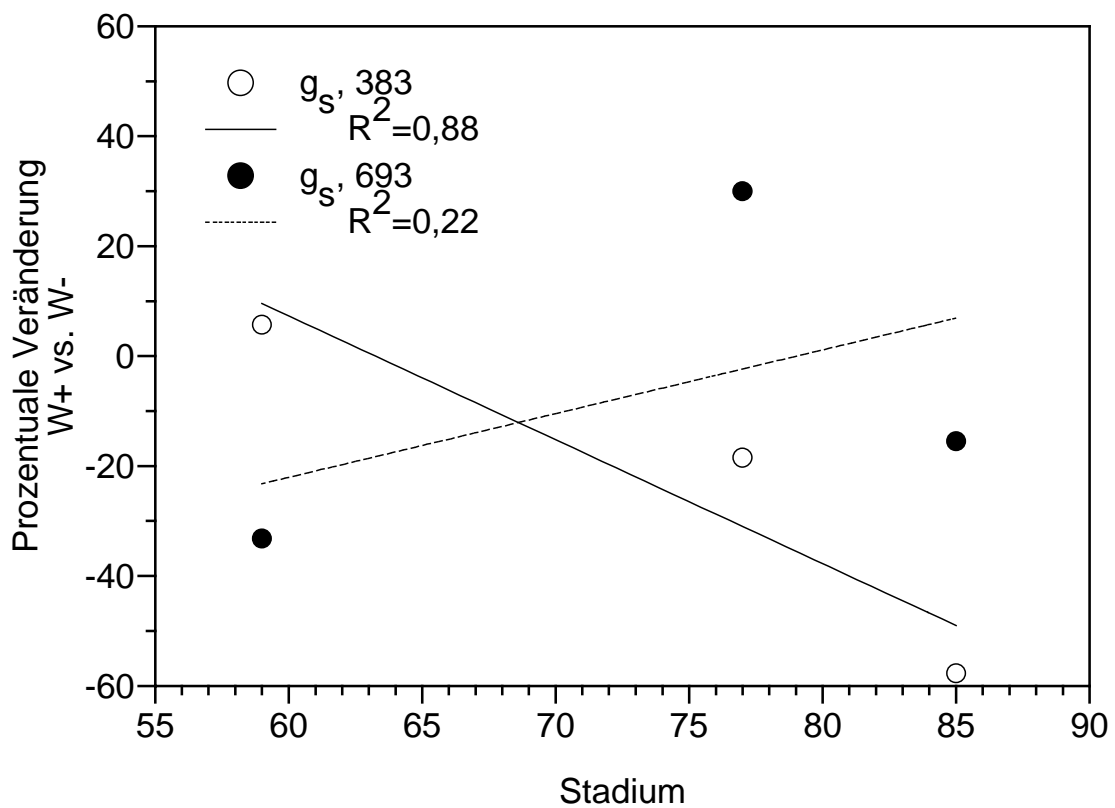
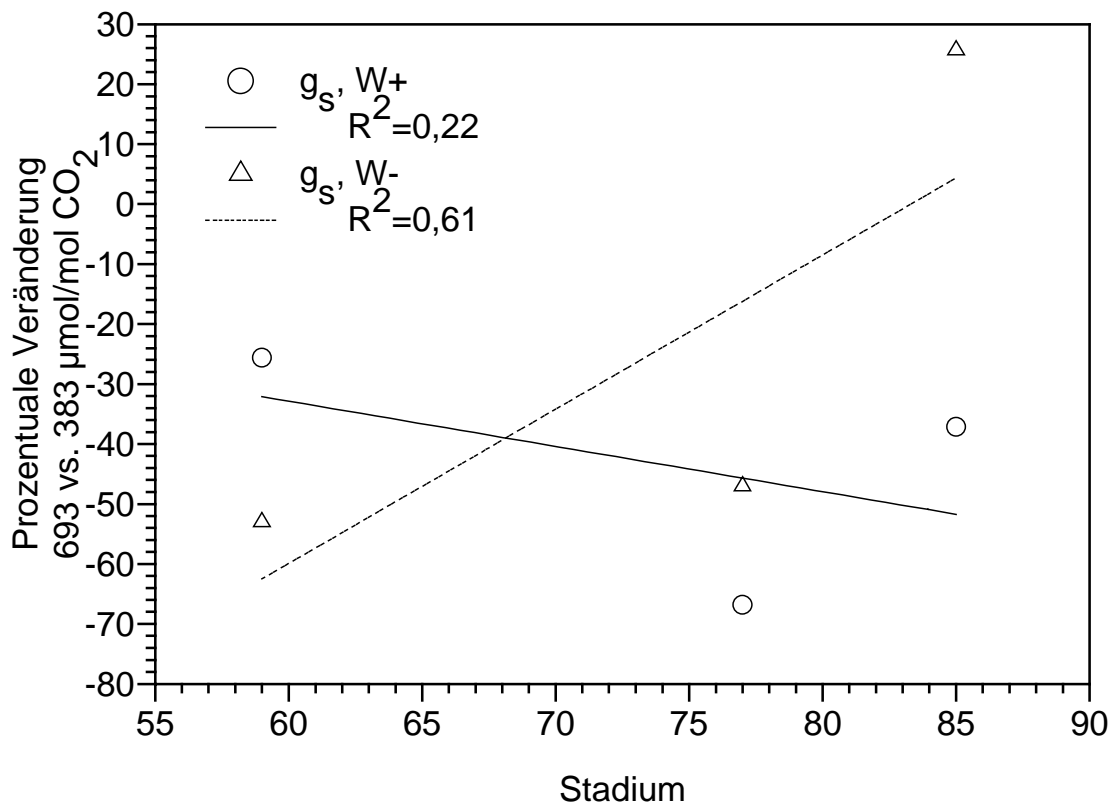


Abbildung 3.8-6: Prozentuale Veränderung der stomatären Leitfähigkeit (g_s) verursacht durch hohes CO_2 (oben) oder Wassermangel (unten) in den Stadien 59, 77 und 85.

$W+$ und $W-$: gute bzw. schlechte Bewässerung. 383 und 693: CO_2 -Konzentration [$\mu\text{mol mol}^{-1}$].

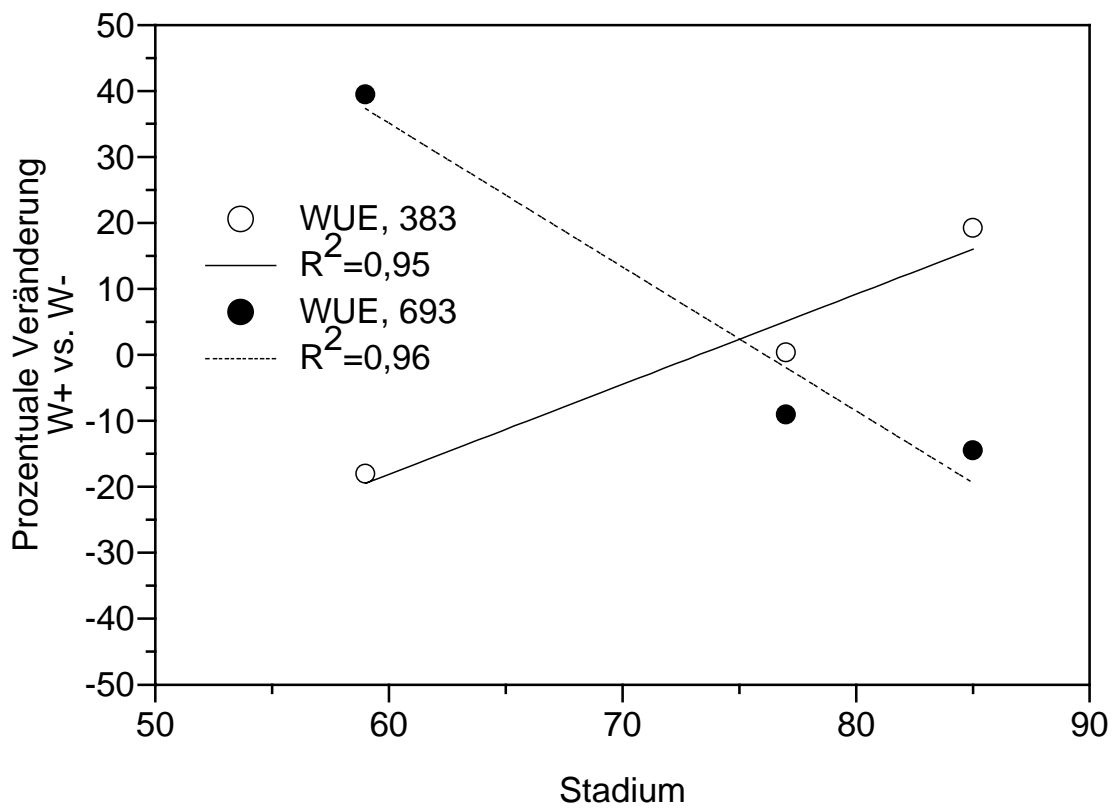
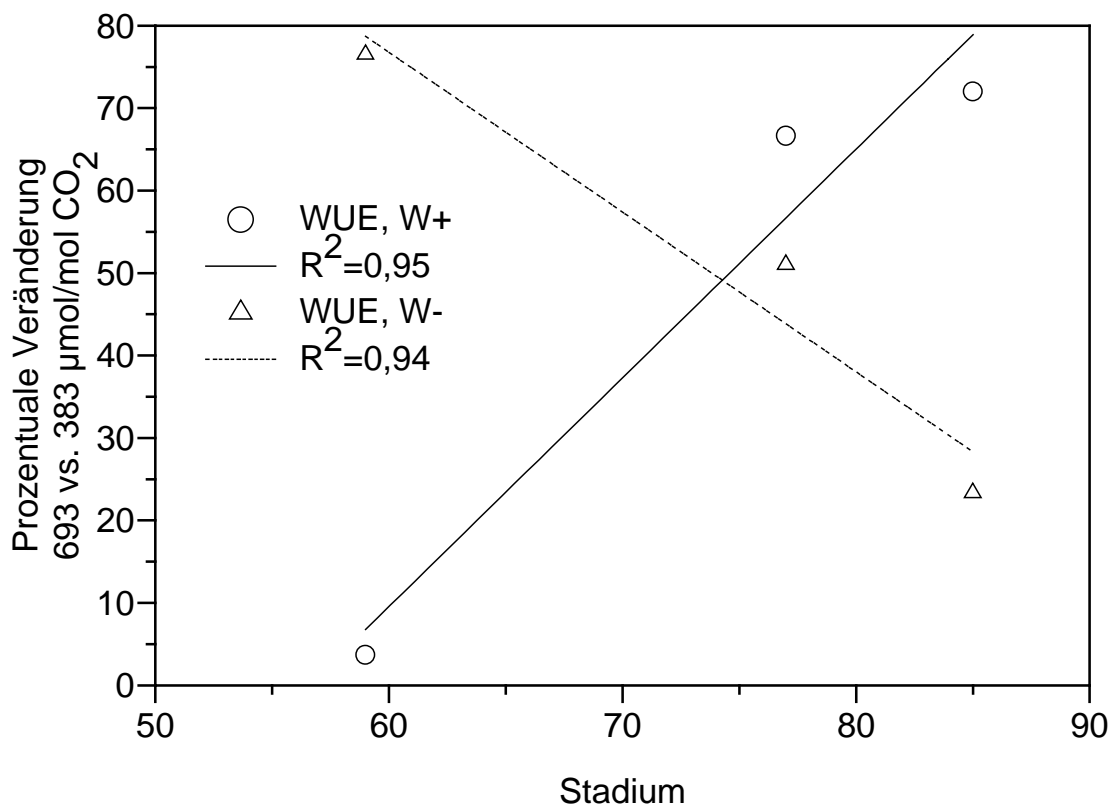
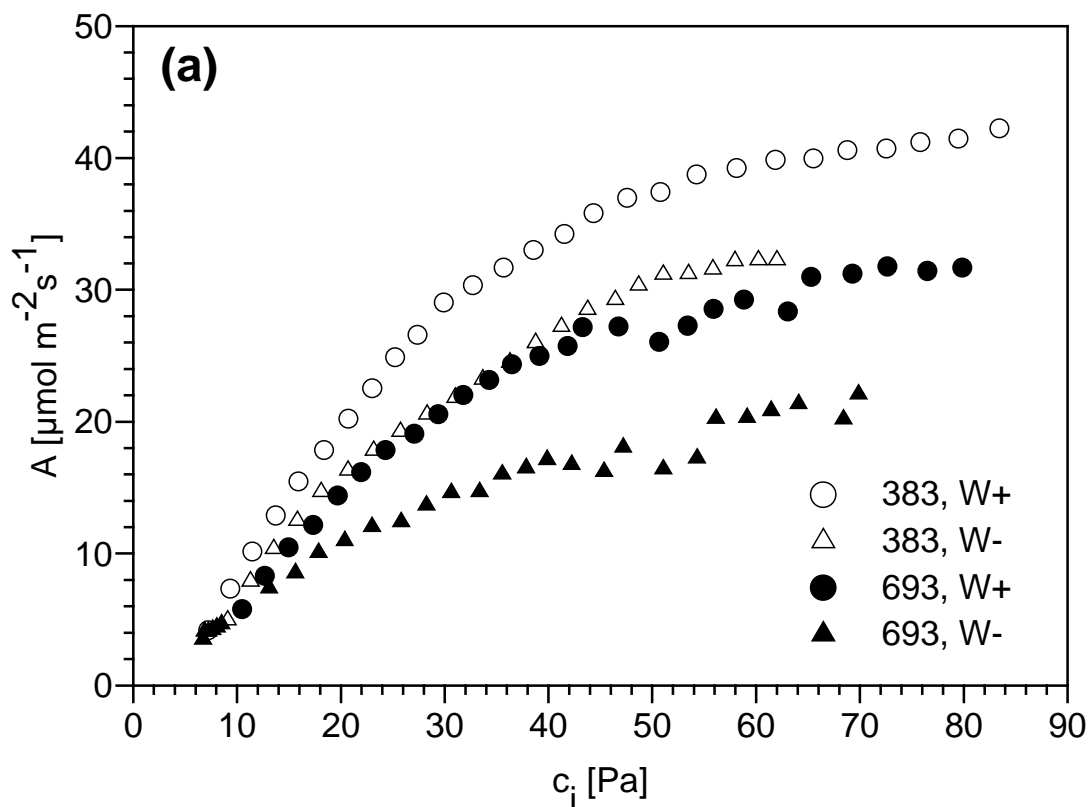


Abbildung 3.8-7: Prozentuale Veränderung der Wassernutzungseffizienz (WUE) verursacht durch hohes CO_2 (oben) oder Wassermangel (unten) in den Stadien 59, 77 und 85. W+ und W-: gute bzw. schlechte Bewässerung. 383 und 693: CO_2 -Konzentration [$\mu\text{mol mol}^{-1}$].

3.8.2 A/c_i-Kurven

Abbildung 3.8-8 zeigt A/c_i-Kurven, die während folgender Entwicklungsstadien aufgenommen wurden: Stadium 59 (komplette Emergenz des Blütenstandes), Stadium 69 (Anthese komplett) und Stadium 77 (späte Milchreife). Nach Wachstum unter erhöhtem CO₂ konnte eine Reduktion der maximalen Photosynthese (bei hohen c_i-Werten) beobachtet werden. Diese Reduktion war beim Stadium 77 nur noch sehr schwach ausgeprägt. Dass hier die maximalen Werte in allen Behandlungen viel niedriger waren als an den ersten beiden Terminen, ist im späteren Entwicklungsstadium begründet. Die Pflanzen befanden sich in der Reifephase und betrieben nur noch eine verringerte Photosynthese.

Wassermangel reduzierte die maximalen Photosynthesen an allen drei Terminen. Erstaunlich ist, daß im Stadium 59, als die letzte Bewässerung der gestreßten Pflanzen 6 Tage zurücklag, diese niedrigere Werte der Photosynthese aufwiesen als im Stadium 69, als die Pflanzen schon 13 Tage ohne Bewässerung waren. Hier haben wohl andere Faktoren entscheidenden Einfluß ausgeübt. In der Phase der Milchreife, als die Pflanzen an sich schon eine deutlich schwächere Photosynthese aufwiesen, bewirkte der Wassermangel keine entscheidende weitere Reduktion.



Bildunterschrift siehe nächste Seite.

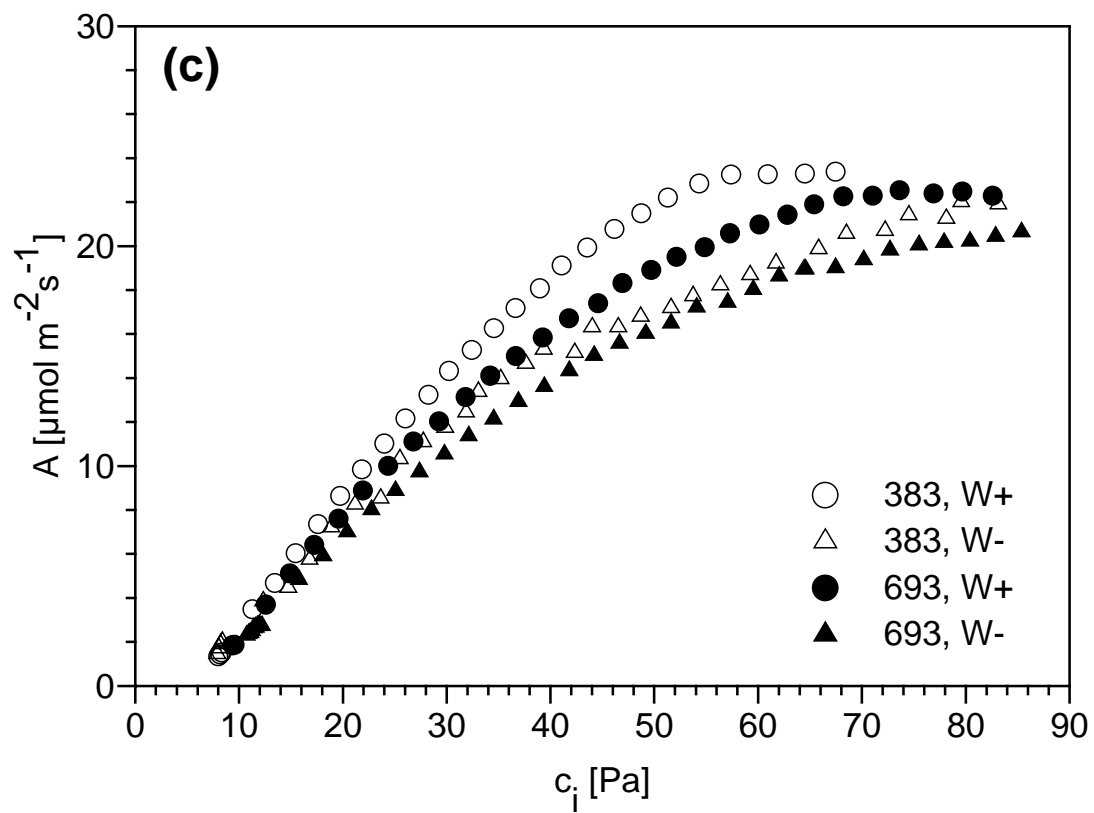
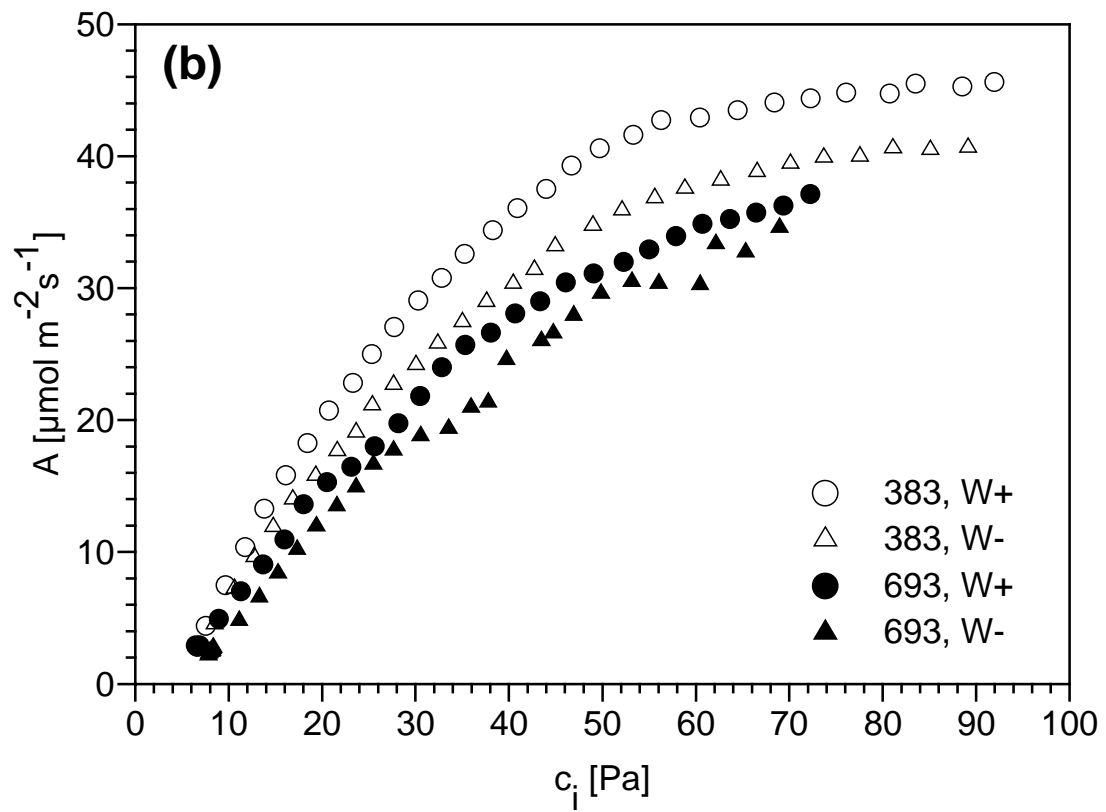


Abbildung 3.8-8: A/c_i -Kurven der Weizenpflanzen aufgenommen während der Entwicklungsstadien 59 (a), 69 (b) und 77 (c)

Tabelle 3.8-1 zeigt die anhand der Daten aus den A/c_i -Kurven kalkulierten Photosyntheseleistungen, die die Pflanzen in den Wachstumskonzentrationen (383 und 693 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$) aufwiesen. Es kann festgestellt werden, daß die unter erhöhtem CO_2 gewachsenen Pflanzen bei 383 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ immer und bei 693 $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$ bis auf eine Ausnahme niedrigere Photosyntheseraten aufwiesen.

Tabelle 3.8-1: Photosyntheseleistungen bei 383 (linker Wert) und 693 (rechter Wert) $\mu\text{mol mol}^{-1} \text{CO}_2$, kalkuliert aus den Daten der A/c_i -Kurven in Abb. 3.8-8

Behandlung	Stadium 59	Stadium 69	Stadium 77
383, W+	25,95 / 37,36	25,92 / 40,15	12,82 / 21,20
693, W+	19,85 / 26,24	20,35 / 31,80	12,22 / 19,55
383, W-	20,60 / 30,75	21,74 / 34,65	11,33 / 16,56
693, W-	14,34 / 17,20	17,04 / 28,14	10,53 / 16,72

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1. Stadium 59: komplette Emergenz des Blütenstandes; Stadium 69: Anthese komplett; Stadium 77: späte Milchreife.

Tabelle 3.8-2 enthält die maximalen Geschwindigkeiten der Carboxylierung der Rubisco (V_{cmax}) und der maximalen, lichtgesättigten Elektronentransportrate (J_{max}). Die Werte wurden aus den A/c_i -Kurven in Abbildung 3.8-8 ermittelt. V_{cmax} bestimmt die Steigung der A/c_i -Kurven. Während die Erhöhung der atmosphärischen CO_2 -Konzentration keinen einheitlichen Einfluß auf V_{cmax} hatte, konnte bei Wassermangel bis auf eine Ausnahme eine Erniedrigung von V_{cmax} beobachtet werden, die in einer flacheren Steigung der Kurven resultierte. J_{max} bestimmt die maximale Photosyntheserate und wurde sowohl durch die Erhöhung der atmosphärischen CO_2 -Konzentration als auch durch Wassermangel an allen drei Terminen reduziert. Die A/c_i -Kurven wiesen niedrigere Maximalwerte der Photosynthese auf.

In Tabelle 3.8-3 ist angegeben, wie groß das durch Wassermangel hervorgerufene prozentuale Ausmaß der stomatär sowie der nicht-stomatär bedingten Reduktion der Photosyntheserate ist. Es zeigt sich, daß durch erhöhtes CO_2 die stomatäre Reduktion der Photosynthese an allen Terminen in einem geringeren Ausmaß stattfindet. Am stärksten war dieser Effekt zum Zeitpunkt des Wachstumsstadiums 69, als unter Umgebungsluft durch Wassermangel die Photosynthese durch stomatären Einfluß um fast 25 % reduziert wurde, während bei erhöhtem CO_2 diese Abnahme lediglich etwas über 14 % betrug. Wassermangel bewirkte ebenfalls eine nicht-stomatär bedingte Reduktion der Photosynthese. Erstaunlicherweise konnte auch hier durch erhöhtes CO_2 an zwei Terminen die Reduktion in einem deutlich geringeren Ausmaß gehalten werden.

Tabelle 3.8-2: V_{cmax} , die maximale Geschwindigkeit der Carboxylierung der Rubisco [$\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$] und J_{max} , die maximale, lichtgesättigte Elektronentransportrate [$\mu\text{mol Elektronen m}^{-2} \text{s}^{-1}$], bestimmt anhand der A/c_i -Kurven in Abbildung 3.8-8

Behandlung	Stadium 59		Stadium 69		Stadium 77	
	V_{cmax}	J_{max}	V_{cmax}	J_{max}	V_{cmax}	J_{max}
383, W+	101	219	120	239	103	131
693, W+	118	156	118	190	91,7	105
383, W-	86,5	164	104	209	103	117
693, W-	69,4	87,8	139	185	87,7	103

Behandlungen siehe Tabelle 2.2-1. Stadium 59: komplette Emergenz des Blütenstandes; Stadium 69: Anthese komplett; Stadium 77: späte Milchreife.

Tabelle 3.8-3: Wassermangel bedingte stomatäre und nicht-stomatäre Reduktion [%] der Photosyntheserate, bestimmt anhand der A/c_i -Kurven in Abbildung 3.8-8

Behandlung	Stomatäre Reduktion	Nicht-stomatäre Reduktion
383, Stadium 59	-19,06	-22,35
693, Stadium 59	-16,86	-34,47
383, Stadium 69	-24,79	-15,03
693, Stadium 69	-14,36	-7,65
383, Stadium 77	-17,44	-18,88
693, Stadium 77	-11,29	-10,27

383, Stadium 59 gibt an, um wieviel Prozent die Photosyntheserate der Behandlung 383, W- gegenüber 383, W+ stomatär bzw. nicht-stomatär bedingt abgesenkt wurde. Stadium 59: komplette Emergenz des Blütenstandes; Stadium 69: Anthese komplett; Stadium 77: späte Milchreife.

3.9 Wassernutzungseffizienz der Biomasseproduktion

Neben den Werten der photosynthetischen Wassernutzungseffizienz ausgehend von den Gaswechsellmessungen und dargestellt als Kohlendioxidaufnahme pro Wasserabgabe [$\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$] wurde ergänzend die Wassernutzungseffizienz der gesamten oberirdischen Biomasseproduktion [$\text{g TG/kg H}_2\text{O}$] für beide Versuchsjahre berechnet (Abbildung 3.9-1). Im Jahre 1998 hatte lediglich die CO_2 -Konzentration einen statistisch abgesicherten Effekt auf die Wassernutzungseffizienz. So wurde diese durch erhöhtes CO_2 höchst signifikant ($p < 0,001$) gesteigert. Die mittlere Zunahme über beide Bodentypen und beide Bewässerungsstufen betrug 47,7 %. Dabei wiesen diejenigen Pflanzen, welche unter Wassermangel oder auf

dem Cambisol gewachsen waren, die stärksten Zunahmen auf. Wassermangel verbesserte die Wassernutzungseffizienz um 7,1 %, während sie auf dem Cambisol um 0,6 % erniedrigt war. Im zweiten Versuchsjahr, 1999, bewirkte Wassermangel eine höchst signifikant gesteigerte Wassernutzungseffizienz ($p < 0,001$). Im Mittel beider CO₂-Stufen wurde eine Steigerung von 292,8 % erzielt. Die absoluten unter Bedingungen des Wassermangels erzielten Werte sind auch sehr viel höher als die für das Jahr 1998 ermittelten, was für die Zahlen aus den gut bewässerten Behandlungen nicht in einem derart starken Maße gilt. Hier deutet sich ein Einfluß der unterschiedlichen Art und Weise an, auf die der Wassermangel erzielt wurde. Hohes CO₂ hatte im Gegensatz zum Vorjahr keine statistisch gesicherten Auswirkungen. Die mittlere Zunahme betrug 17,4 %.

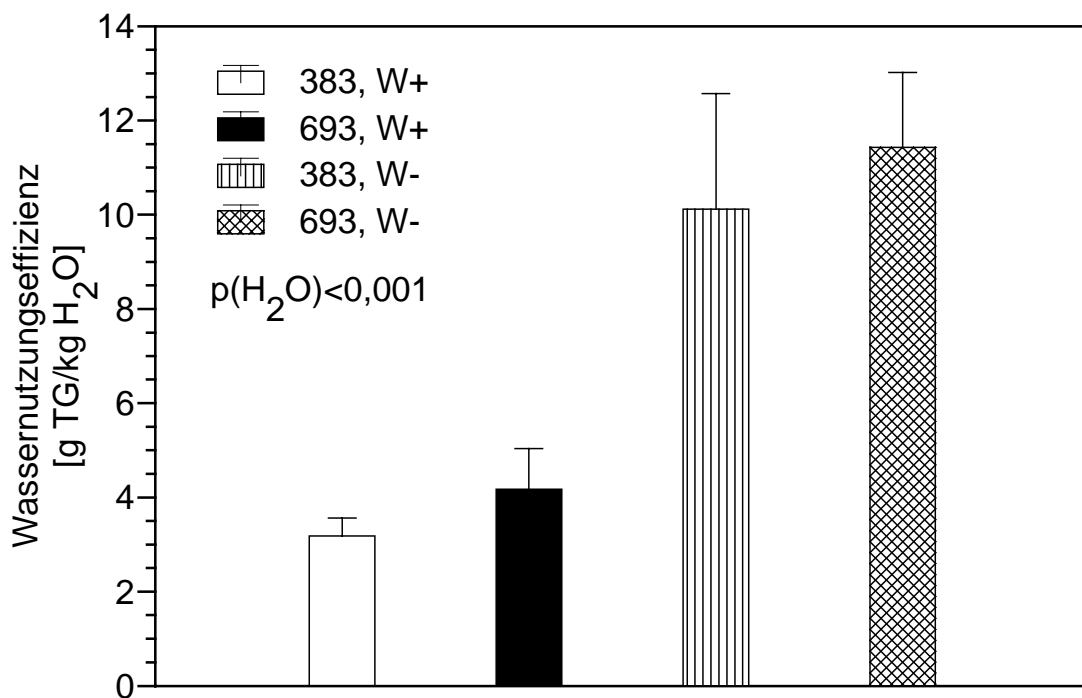
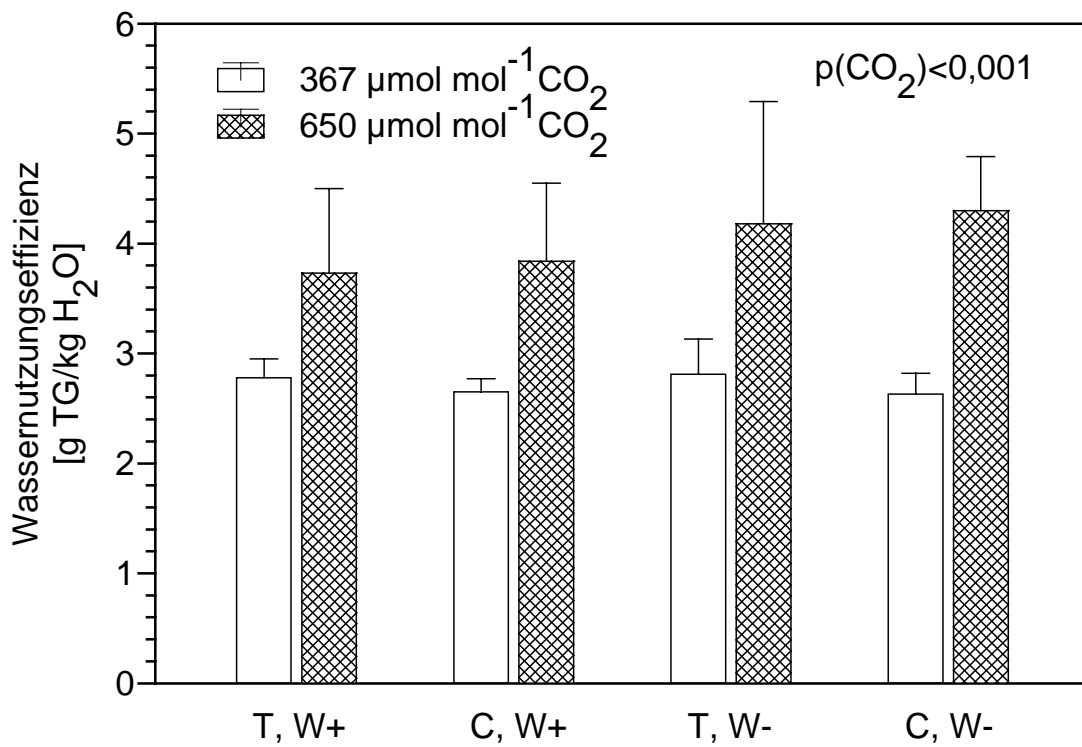


Abbildung 3.9-1: Wassernutzungseffizienz der Produktion der gesamten oberirdischen Biomasse 1998 (oben) und 1999 (unten)

4 Diskussion

4.1 Allgemeine Anmerkungen

Experimente, in denen mit erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentrationen gearbeitet wurde, waren vom Ansatz und Aufbau her in den letzten Jahren und Jahrzehnten einem ständigen Wandel unterworfen. Dies ist auch bedingt durch die Vor- und Nachteile, die alle Expositionssysteme aufweisen. Lawlor und Mitchell (1991) haben diese Probleme der CO₂-Forschung zusammengefaßt. Sie führten an, daß bis dahin der größte Teil der Studien unter kontrollierten Bedingungen in Gewächshäusern oder Open-Top-Kammern stattfand. Ein Vorteil dieser Art von Experimenten ist die relativ einfache Möglichkeit der Spurengasdosierung. Weiterhin ist es sehr gut möglich, wie auch in dem dieser Arbeit zugrunde liegenden Experiment, gezielt Änderungen mehrerer Parameter (z.B.: Bodentypen, CO₂-Konzentrationen, Wasserversorgung) zu kombinieren. Dieser Vorteil, die Möglichkeit stabile Bedingungen zu gewährleisten, führt aber auch dazu, daß sich die mikroklimatischen Bedingungen in Versuchen unter kontrollierten Bedingungen teilweise deutlich von denen im Freiland unterscheiden. Anzuführen sind beispielsweise potentiell erhöhte Temperaturen, reduzierte Strahlungswerte oder Änderungen der Windprofile. Es konnte gezeigt werden, daß dies Einfluß auf das pflanzliche Wachstum hat. So fanden Rogers et al. (1983, 1986) in Open-Top-Kammern, in denen die CO₂-Konzentrationen gegenüber den Kontrollflächen ohne Kammern nicht verändert waren, bei Mais- und Sojapflanzen höhere Biomassewerte. Als mittlerweile fest etablierte Alternative zu Kammerexperimenten können die FACE-Anlagen (FACE = Free-air CO₂ enrichment) angeführt werden. Hier wird CO₂ im offenen Feld in die pflanzlichen Bestände eingeführt. Ein Vorteil gegenüber Open-Top-Kammern ist die größere Versuchsfläche. So liegt in letzteren die räumliche Ausdehnung im Bereich von ca. 10 m², während in FACE-Anlagen Areale bis zu 500 m² als eine Einheit begast werden können (Amthor und Loomis, 1996; Pinter et al., 1996). Als weiterer Vorteil des FACE-Systems wird die kaum noch vorhandene Änderung des Mikroklimas angeführt (Prior et al., 1994). Durch das Fehlen von Wänden sollen die Pflanzen in der Versuchsphase denselben Bedingungen an Licht, Temperatur oder auch Niederschlagsmengen ausgesetzt sein wie die unbehandelten Kontrollen (Dahlman, 1993). Pinter et al. (2000) berichteten allerdings von deutlichen Effekten der FACE-Gebälse auf das Mikroklima. So bewirkten diese in der Nacht bei geringen Windgeschwindigkeiten und einer stabilen Luftschichtung nahe dem Erdboden eine höhere Temperatur der Bestände und eine geringere Menge an Tau auf den Pflanzen im

Vergleich zu den Kontrollflächen, die ohne Gebläse ausgestattet waren. Aufgrund dieser Beobachtungen gehen sie davon aus, daß eine in einem früheren Experiment beobachtete und vermeintlich durch erhöhtes CO₂ bedingte beschleunigte Seneszenz der Versuchspflanzen möglicherweise durch die veränderten Temperaturen verursacht war. Ein gravierender Nachteil der FACE-Experimente ist die durch die zumeist kleine Zahl an begasten Flächen bedingte geringe Anzahl der Wiederholungen. Versuche, in denen lediglich zwei oder drei Areale mit erhöhtem CO₂ behandelt wurden, finden sich zahlreich in der Literatur (z.B. Hamerlynck et al., 2000; Ferris et al., 2001; Norby et al., 2001). Pell et al. (1988) dagegen arbeiteten mit vierzig Open-Top-Kammern. Hier kann mit einer sehr viel größeren Anzahl an Wiederholungen gearbeitet werden.

Schwankungen im Witterungsverlauf zwischen Versuchsjahren, die unter kontrollierten Bedingungen in Gewächshäusern ohne Auswirkungen bleiben, müssen akzeptiert werden und durch eine entsprechend große Anzahl an Versuchsjahren in ihrem Einfluß minimiert werden (Lawlor und Mitchell, 1991).

In den letzten Jahren wurden auch viele Untersuchungen mit mathematischen Modellen durchgeführt, um Vorhersagen über mögliche CO₂-Effekte treffen zu können. Dazu ist anzumerken, daß diese Modelle auf Grundlagen und Datenmaterial beruhen, die aus Experimenten mit den erwähnten Nachteilen stammen. Daraus folgt, dass die modellierten Vorhersagen um so exakter sein werden, je realistischer die experimentelle Basis für die Gewinnung der Ausgangsdaten war (Körner, 1995).

4.2 Diskussion der nicht destruktiven Erhebungen

4.2.1 Phänologie

Wenn landwirtschaftliche Nutzpflanzen in einem zukünftigen Klima mit erhöhten atmosphärischen CO₂-Konzentrationen schneller ihre Erntereife erreichen, könnte dies möglicherweise dazu führen, daß weltweit in mehr Regionen als bisher zweimal pro Jahr landwirtschaftliche Nutzpflanzen geerntet werden können. Ein weiterer Vorteil wäre für Gegenden denkbar, in denen zum Ende der Vegetationsperiode ungünstige klimatische Bedingungen herrschen, wie zum Beispiel Unwetter oder auch Trockenheit. Hier könnten die Pflanzen bereits geerntet werden, ehe diese widrigen Bedingungen eintreten.

Bei Betrachtung der Wachstumsstadien nach Tottman und Broad (1987) zeigt sich, daß erhöhtes CO₂ die Zeit bis zur Erntereife in beiden Versuchsjahren nicht beeinflusst hat. Batts

et al. (1996) konnten an Winterweizen ebenfalls keinen CO₂-Effekt ausmachen und berichteten lediglich von einer beschleunigten Entwicklung aufgrund höherer Temperaturen. Kimball et al. (1995) wiesen darauf hin, daß in ihrem Versuch unter erhöhtem CO₂ die beschleunigte Entwicklung der Pflanzen mit einer gesteigerten Temperatur im Bestand einherging. Baker et al. (1990) stellten für Reis eine Verkürzung der Wachstumszeit und eine beschleunigte Entwicklung fest, ohne Angaben zu Temperatureffekten zu machen. Die Dauer der einzelnen Entwicklungsabschnitte in der Weizenpflanze ist von den erreichten Temperatursummen abhängig (Reiner et al., 1992). Da aber unter erhöhtem CO₂ die stomatare Leitfähigkeit verringert wird (Drake et al., 1997), ist die Transpirationskühlung der Blätter reduziert und es konnte von Idso et al. (1987) eine höhere Temperatur innerhalb des Pflanzenbestandes nachgewiesen werden. Dies bedeutet auch höhere Temperatursummen, und somit läge ein indirekter CO₂-Effekt auf die pflanzliche Entwicklungsgeschwindigkeit vor. In jedem Fall ist es für zukünftige Untersuchungen sinnvoll, immer auch die Temperaturen im Bestand zu ermitteln, um zu bestimmen, ob beschleunigte Entwicklungen der Pflanzen bei Aufwuchs unter erhöhtem CO₂ in jedem Fall an Änderungen der Temperatur gekoppelt sind.

Wassermangel führte im Jahre 1999 zu einer früheren Erntereife der Pflanzen. So erfolgte die Ernte hier 11 Tage eher, was einer Verkürzung des Zeitraums von der Emergenz bis zur Reife um 10 % entspricht. Dabei begann die entscheidende Beschleunigung ungefähr mit dem Ende der Milchreife der Pflanzen. In dieser Phase der Entwicklung erfolgt noch die Einlagerung von Stärke in die Körner. Bei einer Verkürzung dieses Entwicklungsabschnittes wäre also eine reduzierte Kornfüllung denkbar, die ein reduziertes Gewicht der Körner bewirken würde. Im Abschnitt 4.3.5 wird der Einfluß der Behandlungen auf das Tausend-Korn-Gewicht detailliert diskutiert.

4.2.2 Lichtinterzeption

Wenn sich Pflanzen schneller entwickeln, ist die Zeit der Strahlungsinterzeption und der Organausbildung verkürzt, was zu einer Reduktion der Erträge führen dürfte (Slafer und Rawson, 1997). Die 1998 durch die CO₂-Erhöhung hervorgerufenen Zunahmen der Lichtinterzeption decken sich mit den Befunden von Batts et al. (1998). Erhöhte Lichtinterzeptionen, die durch Zunahme photosynthetisch aktiver Gewebe erzielt werden, sind für die Pflanzen bedeutsam, da es so zu einer positiven Rückkopplung auf den CO₂-Effekt kommt. Dies ist gerade auch in frühen Entwicklungsstadien wichtig, da es dann noch nicht zu einer gegenseitigen Beschattung der Blätter kommt. Auch könnte so den von Slafer und

Rawson (1997) befürchteten und durch eine beschleunigte Entwicklung verursachten reduzierten Interzeptionen entgegen gewirkt werden. Die durch Wassermangel verursachte Reduktion der Strahlungsinterzeption in den Beständen ist als Folge reduzierter Blattflächen zu sehen.

4.2.3 SPAD-Messungen

Mit dem SPAD-Meter wurden die relativen Chlorophyll-a Mengen in den Fahnenblättern ermittelt. Mit zunehmendem Blattalter ist eine Abnahme der Werte zu beobachten (Sairam et al., 1997/98). Sowohl 1998 als auch 1999 war eine Reduktion der SPAD-Werte in den Behandlungen mit hohem CO₂ gegenüber Umgebungsluftbedingungen ungefähr ab dem Erreichen der Teigreife (Wachstumsstadium 80 folgende) zu verzeichnen. Im Gegensatz zu Fangmeier et al. (2000) wurde vor dem Einsetzen dieser Abnahme jedoch kein reduzierter maximaler Chlorophyllgehalt unter hohem CO₂ beobachtet. Die Ursache für die schneller abnehmenden SPAD-Werte dürfte in einer beschleunigten oder aber früher einsetzenden Seneszenz liegen. Die Reduktion bis auf die Hälfte der maximalen Werte war in hohem CO₂ 1998 vier und 1999 zwei Tage früher erreicht. Der Auslöser für den beschleunigten Abbau kann ein gesteigerter Bedarf der Ähren an Stickstoff sein (Nie et al., 1995). So wird die Neuverteilung, die Wiederverwertung des Stickstoffs aus den Chlorophyll bindenden Proteinen als Hauptgrund für den Abbau des Chlorophylls angesehen (Matile et al., 1996). Wie bekannt, ist unter erhöhtem CO₂ der Ertrag der Pflanzen gesteigert. Wenn nun aber die Stickstoffaufnahme nicht ansteigt (Fangmeier et al., 1997), resultiert dies in einer verringerten Stickstoffkonzentration in diesen Pflanzen (McKee und Woodward, 1994). Deshalb gehen Fangmeier et al. (2000) davon aus, daß dieser gesteigerte Bedarf der Stickstoffsinken als Signal dient, die Freisetzung von Stickstoff aus den Blättern einzuleiten und somit eine frühere Seneszenz zu bewirken. Eine schnellere Seneszenz unter hohem CO₂ wurde zum Beispiel auch beschrieben von Ommen et al. (1999) und Makino und Mae (1999).

Unter Bedingungen des Wassermangels kam es ebenfalls zu einer beschleunigten Abnahme der Chlorophyll-a Gehalte in den Fahnenblättern. Diese begann ungefähr in der letzten Phase der Milchreife und damit etwas früher als die Reduktion unter erhöhtem CO₂. Eine schnellere Chlorophyllabnahme und eine beschleunigte Seneszenz bei Wassermangel wurden mehrfach beschrieben (z.B. Baker et al., 1997; Ommen et al., 1999). Die Reduktion bis auf die Hälfte der maximalen Werte war unter Wassermangel 1998 vier und 1999 zwei Tage früher abgeschlossen.

4.2.4 Senescente Blattfläche

Eine beschleunigte bzw. eine frühere Seneszenz von Blättern in Behandlungen mit erhöhtem CO₂ wurde beschrieben von Nie et al. (1995) und Fangmeier et al. (1997). Die visuelle Abschätzung in den Beständen in den beiden Versuchsjahren zeigte eine signifikant erhöhte senescente Blattfläche in den Behandlungen mit hohem CO₂ erst spät in der pflanzlichen Entwicklung, als die Pflanzen die Erntereife praktisch schon erreicht hatten. Rogers et al. (1986) berichteten, daß die sich an die physiologische Reife anschließende generell auftretende Seneszenz unter erhöhtem CO₂ schneller fortschritt, ähnlich, wie es in der vorliegenden Arbeit beobachtet wurde. Anzumerken ist dabei, daß die visuelle Abschätzung keine Aussage über die Lebensdauer des einzelnen Blattes liefert, sondern lediglich über den Anteil der seneszenten an der gesamten Blattfläche. Auch ist zu bedenken, daß dieses beschleunigte Auftreten gelber Blätter nicht mit einer beschleunigten Entwicklung auftrat, die Rogers et al. (1986) beobachtet hatten. Makino und Mae (1999) merken dazu grundsätzlich an, daß eine unter erhöhtem CO₂ gemeinsam stattfindende beschleunigte Seneszenz der Blätter und beschleunigte Entwicklung der gesamten Pflanze unabhängig voneinander sein können.

Wassermangel führt in der Pflanze zu einer Reihe von Reaktionen, an deren Ende das Überwiegen kataboler Stoffwechselvorgänge steht, die Beschleunigung von Alterungsprozessen; die Pflanze wird seneszent (Larcher, 1994). In beiden Versuchsjahren konnte an allen Beobachtungsterminen, die im Zeitraum von Blühende bis Reife lagen, eine signifikant erhöhte senescente Blattfläche unter Wasserstreß festgestellt werden.

4.3 Diskussion der destruktiven Ernteergebnisse

4.3.1 Anzahl der Seitentriebe

Bis zur Bildung von Seitentrieben entspricht bei Weizenpflanzen die Keimdichte der Bestandesdichte. Diese nimmt im Verlauf der Bestockungsphase durch das Auftreten der Triebe zweiter und höherer Ordnung zu. Da diese Triebe in Konkurrenz treten um Wasser, Licht und Nährstoffe, kommt es im weiteren Entwicklungsprozeß zur Reduktion von Nebentrieben (Reiner et al., 1992). Üblicherweise wird von einer Zunahme der Seitensproßanzahl unter erhöhtem CO₂ berichtet (Hocking und Meyer, 1991; Ewert und Pleijel, 1999). Eine solche Zunahme gab es 1998 zur Endernte und 1999 an allen vier Ernten. Dabei war die Zunahme im ersten Versuchsjahr sehr viel höher ausgefallen als im zweiten. Eine Reduktion um 22 % wurde bei der ersten Ernte im Jahre 1998 festgestellt. Van Oijen et al. (1998)

beschrieben ebenfalls einen Rückgang -wenn auch in geringerem Umfang- und führten dies auf eine Akklimatisation des Bestandes an verbesserte Gaswechselbedingungen zurück. Diese Abweichung im Vergleich zu 1999, als zu diesem Entwicklungsstadium eine Zunahme beobachtet wurde, zeigt deutlich auf, daß weitere die pflanzliche Produktion betreffende Einflüsse Auswirkungen auf die Menge der Seitensprosse hatten. Daß ein möglicherweise fördernder CO₂-Effekt durch negative Auswirkungen von Wassermangel überlagert wurde, scheint nicht wahrscheinlich, da auch unter guter Bewässerung die Reduktion beobachtet wurde. Auch Batts et al. (1996) berichteten von substantiellen Unterschieden der CO₂-Auswirkungen in zwei aufeinanderfolgenden Jahren und führten dies auf die Auswirkungen anderer Umweltbedingungen zurück, die nicht kontrolliert wurden. Ein Einfluß des Lichtes als einer der Außenfaktoren kann ausgeschlossen werden. Zwar wäre eine reduzierte Anzahl an Seitensprossen infolge Lichtmangels im Bestand denkbar, jedoch waren in beiden Jahren die Bestandesdichten identisch, und die Strahlungssummen von der Aussaat bis zu diesem Erntezeitpunkt, der halben Anthese, sind mit 631,5 MJ m⁻² (1998) und 633,7 MJ m⁻² (1999) auch als praktisch identisch anzusehen. Desweiteren muß angeführt werden, daß die absolute Zahl der Seitentriebe unter erhöhtem CO₂ bei der zweiten Ernte im Jahre 1998 höher war als bei der ersten, es somit hier auch keinen Mangel (Licht oder anderer Art) gegeben haben kann, da sonst nicht in der fortschreitenden Entwicklung weitere Triebe angelegt worden wären. Da in beiden CO₂-Stufen auch der Beginn der Seitentriebbildungsphase zeitgleich lag, kann die Tatsache, daß unter Umgebungsluft früher das Maximum erreicht wurde, auch nicht mit einem Unterschied des phänologischen Wachstumsstadiums erklärt werden. Unterschiedliche Temperaturen in den Kammern, die die Geschwindigkeit der Seitentriebbildung vielleicht beschleunigt hätten, sollten nicht aufgetreten sein, da keine der Kammern in irgendeiner Art beschattet wurde.

Die Auswirkungen der Bewässerung auf die Zahl der Seitentriebe war uneinheitlich. Die beobachtete Reduktion zum Zeitpunkt der ersten Ernte im Jahre 1998, die durch erhöhtes CO₂ abgeschwächt werden konnte, deckt sich mit den Befunden von Sionit et al. (1980).

4.3.2 Grüne Blätter

4.3.2.1 Blattflächenindex, Anzahl grüne Blätter und Fläche je Blatt

Die behandlungsbedingten Unterschiede in der Blattfläche wurden im Kapitel 3 durch den Blattflächenindex (LAI) dargestellt. Für 1998 zeigte sich bei CO₂-Erhöhung eine leichte Zunahme des LAI mit Ausnahme der Pflanzen auf dem Cambisol bei guter Bewässerung, wo eine Reduktion auftrat. Für 1999 ließ sich kein eindeutiger Trend ausmachen, weder bei der destruktiven noch bei der nicht-destruktiven Bestimmung des LAI. In zahlreichen anderen Studien wird von gesteigerten Blattflächen (LAIs) unter erhöhtem CO₂ berichtet (z.B.: Thomas und Harvey, 1983; Rogers et al., 1983; DeLucia et al., 1985). Dies wird begründet mit dem gesteigerten Kohlenstoffgewinn der Pflanzen (Rogers et al., 1984), der ihnen für den Bau weiterer Blätter dient. Zunehmende Blattflächen durch erhöhtes CO₂ wurden jedoch keineswegs in allen Studien festgestellt (Norby et al., 1986; Ceulemans et al., 1996). Norby et al. (1986) berichten in diesem Zusammenhang davon, daß eine beobachtete Blattseneszenz eventuell eine Folge von Stickstoffmangel war. Dieser könnte dann auch dazu geführt haben, daß die Blattflächen nicht vergrößert wurden, hätte dies doch zu weiter sinkenden Stickstoffkonzentrationen in den Blättern geführt.

Laut Sionit et al. (1981b) ist bei Gräsern die Zunahme der Blattfläche unter erhöhtem CO₂ zu einem Großteil bedingt durch die größere Anzahl an Seitentrieben. Außerdem wurden auch geringe Zunahmen der maximalen Blattgröße festgestellt (Cure et al., 1989). Von einem gesteigerten Wert für die Fläche pro Blatt an Sojabohnen berichteten Lieth et al. (1986). 1998 zeigte sich bei der ersten Ernte die Anzahl der grünen Blätter in beiden CO₂-Stufen praktisch unverändert. Die Fläche pro Blatt war dagegen im Mittel aller Behandlungen um 8,6 % (nicht signifikant = n.s.) erhöht und folglich für die Zunahme des LAI verantwortlich. Im Jahre 1999 stellte sich die Situation in der gleichen Entwicklungsstufe der Pflanzen (hier: Ernte zwei) anders dar. Die Anzahl der grünen Blätter war um 14,5 % (n.s.) gesteigert in hohem CO₂. Die Fläche pro Blatt war im Mittel um 6,1 % (n.s.) größer. Im Gegensatz zum Vorjahr war die zusätzliche grüne Blattfläche, der gesteigerte LAI also erheblich durch eine Mehrzahl an Blättern bedingt. Dies war sicherlich ein Effekt der zusätzlichen Seitentriebe, die 1998 unter erhöhtem CO₂ zu diesem Zeitpunkt nicht vorhanden waren, als sogar unter Umgebungsluft eine größere Anzahl an Seitentrieben vorlag. Bei der ersten Ernte 1999 war der LAI nicht signifikant um 4 % gesteigert, die Zahl der grünen Blätter dagegen um 1 % reduziert durch die CO₂-Erhöhung. Die Fläche pro Blatt war durch zusätzliches CO₂ leicht gefördert (+3 %). Allen Größen gemein war die Förderung bei gleichzeitiger guter Bewässerung und die Reduktion bei Wassermangel, trotz erhöhtem CO₂. Bei der dritten Ernte war 1999 die Anzahl

der grünen Blätter unter erhöhtem CO₂ um 5,5 % reduziert. Die Fläche pro Blatt war um 2% gesteigert und damit geringer als an den beiden ersten Ernten. Dies könnte darauf hindeuten, daß der Vorteil durch hohes CO₂ mit zunehmender Zeit geringer wird, da die Blätter dieser Behandlung früher ihre maximale Größe erreichen und später, wenn sie diese haben, die Blätter der Pflanzen unter Umgebungsluft nachziehen und diesen Vorteil wettmachen können. In jedem Fall war die Reduktion des LAI durch die geringere Anzahl an Blättern begründet. Die Reduktion der Blattfläche unter Bedingungen des Wassermangels ist eine bekannte pflanzliche Strategie (André und Du Cloux, 1993), und auch in diesem Experiment war in beiden Versuchsjahren der Blattflächenindex an allen Ernten in den wassergestreßten Behandlungen reduziert. Gleiches galt für die Anzahl der grünen Blätter und die Fläche pro Blatt. Letztere war 1999 bei der zweiten Ernte durch Wassermangel in geringerem Umfang reduziert worden als bei der zum gleichen Entwicklungszeitpunkt der Pflanzen stattfindenden ersten Ernte 1998 (-5,1 % vs. -14,7 %). Hier könnte sich ein Einfluß der Art und Weise, in der die Pflanzen dem Wasserstreß in den beiden Versuchsjahren ausgesetzt wurden, zeigen. Daß 1999 die Reduktion bei der ersten Ernte größer war als bei der zweiten, dürfte auch in den Austrocknungszyklen begründet sein. So war der erste Zyklus kurz vor der ersten Ernte beendet. Diese Pflanzen konnten nun aber nicht mehr so stark von dem neu zur Verfügung stehenden Wasser profitieren wie die Pflanzen der zweiten Ernte. Die Verringerung des LAI durch Wassermangel war demnach verursacht durch eine geringere Anzahl an Blättern, welche außerdem noch kleiner waren. Picon et al. (1996) fanden unter Bedingungen des Wassermangels die absoluten Blattflächen sowie die Blattzahlen pro Pflanze ebenfalls reduziert.

4.3.2.2 Spezifische Blattfläche

Unterschiedlich starke Reaktionen der Fläche sowie der Biomasse der grünen Blätter werden durch sich verändernde spezifische Blattflächen angezeigt. Die spezifische Blattfläche (SLA = specific leaf area) gibt das Verhältnis der gesamten grünen Blattfläche zum Gewicht der grünen Blätter wieder. In zahlreichen Studien konnte unter erhöhtem CO₂ eine Reduktion der SLA aufgezeigt werden (Neales und Nicholls, 1978; Du Cloux et al., 1987; Garbutt et al., 1990; Van Oijen et al., 1998). Diese Abnahmen werden üblicherweise mit einer gesteigerten Blattdicke begründet, mit einer Akkumulation von Kohlenhydraten oder mit einer Kombination dieser Effekte (Jolliffe und Ehret, 1985; Mousseau und Enoch, 1989; Wong, 1990). Zusätzliche Mesophyllschichten können möglicherweise zu einer besseren Absorption der photosynthetisch aktiven Strahlung führen (Tyree und Alexander, 1993), ohne daß es

dabei zu einer gegenseitigen Beschattung der Blätter kommt, was bei stärkerem Wachstum der Blattfläche passieren könnte.

Für das Jahr 1998 zur Zeit der ersten Ernte trat die beschriebene Reduktion der SLA in erhöhtem CO₂ lediglich auf dem Tschernosem bei gleichzeitigem Wassermangel auf. Da weder die Konzentration der Kohlenhydrate noch die Dicke der Blätter ermittelt wurde, kann nicht definiert werden, ob die veränderte SLA durch beide Faktoren oder nur durch einen beeinflusst wurde. In jedem Fall ist die Verringerung auch im Hinblick auf das beschränkte Angebot an Bodenwasser eine sinnvolle Reaktion.

Bei guter Bewässerung auf beiden Bodentypen und bei schlechter Bewässerung auf dem Cambisol war im Jahre 1998 eine Zunahme der spezifischen Blattfläche durch die CO₂-Zugabe zu verzeichnen. McDonald (1989) berichtet von einer positiven Korrelation von SLA und der Stickstoffkonzentration in der Pflanze (je mehr Stickstoff, desto höher die SLA). Ob den Pflanzen dieser Behandlungen soviel Stickstoff zur Verfügung stand, daß dieser einen reduzierenden Effekt des CO₂ auf die SLA verhindert hat, ist nicht festzustellen.

1999 kam es bei gleichzeitigem Wassermangel unter erhöhtem CO₂ zu einer Steigerung der SLA an allen drei Ernten, was in Kontrast zu den Ergebnissen auf dem Tschernosem in 1998 steht. Bei guter Bewässerung war kein einheitlicher Trend zu erkennen. Auffallend für beide Wasserstufen war, daß unter hohem CO₂ die höchsten Werte für die SLA bei der zweiten Ernte beobachtet wurden, während bei den Pflanzen in Umgebungsluft die Werte mit fortschreitender Zeit kleiner wurden. Die unterschiedlichen CO₂-Konzentrationen bewirkten folglich eine Verschiebung des Zeitpunktes, an dem die maximale SLA erreicht wurde.

Wassermangel hatte 1998 in beiden CO₂-Stufen und 1999 in Umgebungsluft eine Reduktion der SLA zur Folge. Li et al. (2000) beschrieben für Eukalyptus ebenfalls eine unter Trockenstreß verringerte SLA. Durch diese Abnahme ist die transpirierende Fläche der Pflanze pro photosynthetisch aktivem Gewebe reduziert, was zum Schutz gegen Wassermangel wirksam ist. Bei erhöhtem CO₂ dagegen trat unter Wassermangel 1999 eine kleinere SLA lediglich bei Ernte drei auf. An den beiden ersten Ernten war eine Zunahme zu verzeichnen. Hier stellt sich die Frage, ob zu diesen beiden Zeitpunkten eventuell der durch die größere Blattfläche bedingte Mehrverlust an Wasser durch die unter erhöhtem CO₂ zahlreich beschriebene verbesserte Wassernutzungseffizienz, welche durch geringere Öffnungsweiten der Stomata bedingt ist, mehr als kompensiert wurde. Eine solche Konstellation hätte dann allerdings 1998 (diese Ernte fand zum gleichen Entwicklungsstadium statt wie die zweite in 1999) nur für den Cambisol gegolten, nicht aber für den Tschernosem. Picon et al. (1996)

beschrieben für *Quercus robur* ebenfalls eine unter Wassermangel erhöhte SLA, gaben allerdings keine Erklärung für diesen Befund ab.

4.3.3 Gesamte oberirdische Biomasse und Ertrag

Der positive Effekt erhöhter atmosphärischer CO₂-Konzentrationen auf die Biomasse und den Ertrag von C₃-Nutzpflanzen ist in einer Vielzahl von Studien beschrieben worden. Kimball et al. (1993) gaben nach Auswertung zahlreicher Gewächshaus- und Open-Top-Kammer-Experimente eine durchschnittliche Zunahme von Wachstum und Ertrag um 30 % an. Es ist jedoch zu bedenken, daß eine beträchtliche Spanne der Reaktionen auftreten kann. So fanden Bender et al. (1999) im Rahmen des ESPACE-Weizen Projektes für die Sorte Minaret bei Verdopplung der atmosphärischen CO₂-Konzentration eine Erhöhung des Ertrages im Bereich von 11 bis 121 % auf den Versuchsflächen in mehreren europäischen Ländern. Hier zeigt sich der große Einfluß der Wechselwirkungen zwischen der CO₂-Konzentration und weiteren Umweltfaktoren (Mitchell et al., 1993), die in den einzelnen Versuchsjahren einen beträchtlichen und in der Größe nicht eindeutig bestimmbareren Einfluß auf die Ergebnisse hatten. Pauschal läßt sich sagen, daß durch die gesteigerte Photosynthese unter erhöhtem CO₂ die Produktion von Zuckern und Stärke in der Pflanze und damit die Biomasseproduktion gefördert ist (Long, 1991; Lawlor und Mitchell, 2000).

Für das Versuchsjahr 1998 konnte unter erhöhtem CO₂ eine Zunahme der gesamten oberirdischen Biomasse um 43 % und des Kornertrages um 46 % beobachtet werden. 1999 fielen die beobachteten Gewinne mit +21 % (gesamte oberirdische Biomasse) und +35 % (Kornertrag) geringer, aber immer noch sehr deutlich aus. Insgesamt läßt sich feststellen, daß diese Werte in guter Übereinstimmung stehen mit den Resultaten anderer Open-Top-Kammer-Studien (Weigel et al., 1994; Fangmeier et al., 1996a; Mulholland et al., 1997, 1998). Die Tatsache, daß in den FACE-Experimenten von Grant et al. (1995) und Kimball et al. (1995) niedrigere Zunahmen beobachtet wurden, ist insofern nicht verwunderlich, als in diesen ebenfalls mit Weizen durchgeführten Experimenten in Maricopa, Arizona lediglich 550 µmol mol⁻¹ CO₂ als erhöhte Konzentration dienten. In Gießen dagegen wurden im Jahre 1998 650 µmol mol⁻¹ und im Jahre 1999 693 µmol mol⁻¹ CO₂ im Saisonmittel erzielt. Aus anderen CO₂-Studien mit Weizenpflanzen ist bekannt, daß eine Erhöhung der Konzentration auf mehr als 550 µmol mol⁻¹ eine weitere Steigerung des Ertrages bewirkt (Fangmeier et al., 1996b). Es ist somit nicht ungewöhnlich, wenn in Experimenten mit verschieden stark erhöhten CO₂-Konzentrationen unterschiedlich starke Reaktionen auch von den gleichen Pflanzenarten zu verzeichnen sind. Da im vorliegenden Experiment in den zwei

Versuchsjahren die mittleren Konzentrationen an CO₂ sowohl in der Umgebungsluft als auch in der angereicherten Luft verschieden waren, könnte dies eine Ursache für Abweichungen in der prozentualen Stärke der pflanzlichen Reaktionen sein.

Erhöhtes CO₂ kann die stomatäre Leitfähigkeit und die Transpiration von Pflanzen reduzieren und die Wassernutzungseffizienz verbessern (Baker und Allen, 1994; Ward und Strain, 1999). Im vorliegenden Versuch konnte auch eine gestiegene Wassernutzungseffizienz der Biomasseproduktion in beiden Jahren beobachtet werden. Eventuell ist als Folge hiervon auch die Toleranz der Pflanzen gegen Wasserstreß erhöht und die negativen Auswirkungen von Wassermangel können abgeschwächt werden (Tolley und Strain, 1985).

Wassermangel bewirkte einheitlich in beiden Versuchsjahren im Mittel eine klare Reduktion der gesamten oberirdischen Biomasse (1998: -40 % vs. 1999: -20 %) und des Kornertrages (1998: -45 % vs. 1999: -16%). Wird die Reaktion in den zwei CO₂-Konzentrationen jedoch getrennt betrachtet, ergibt sich ein bedeutsamer Unterschied. So war 1998 erhöhtes CO₂ in der Lage, den negativen Einfluß des Wassermangels, die Reduktion der Biomasse, zu vermindern. Umgekehrt fiel die Zunahme durch hohes CO₂ unter Wassermangel relativ betrachtet stärker aus. Diese Beobachtungen decken sich mit denen von Grant et al. (1995), auch wenn sie geringere prozentuale Veränderungen verzeichneten, und denen von Gifford (1979), der auch über eine größere relative Zunahme durch erhöhtes CO₂ unter Wassermangel berichtete.

Im Jahr 1999 waren sowohl die durch Wassermangel verursachte Abnahme der gesamten oberirdischen Biomasse als auch die des Kornertrages durch Wassermangel unter erhöhtem CO₂ stärker ausgeprägt als in Umgebungsluft. Dieses Phänomen wurde für den Kornertrag von Weizen auch durch Pukhal'skaya und Osipova (1999) beschrieben. Auch in anderen Berichten wurde angezweifelt, ob davon ausgegangen werden kann, daß unter suboptimalen Bedingungen wie Wasser- oder Nährstoffmangel die relativen Reaktionen der Pflanzen auf erhöhtes CO₂ generell stärker ausfallen als bei optimaler Versorgung (Gifford, 1992; Curtis und Wang, 1998; Poorter, 1998).

Der Kornertrag läßt sich zu einer genaueren Interpretation der Ergebnisse aufschlüsseln. Hay und Walker (1989) geben den Kornertrag mathematisch ausgedrückt als das Produkt der Ährendichte in der Population (d.h. der Anzahl Ähren pro Grundfläche), der Größe oder Länge der Ähren (d.h. der Anzahl an Körnern pro Ähre) und dem Gewicht des einzelnen Kornes an. Diese drei Größen können bis zu einem gewissen Grad unabhängig voneinander variieren. Auch wird ihre individuelle Größe in verschiedenen Entwicklungsstadien festgelegt. Dadurch ist gewährleistet, daß nicht der gesamte Ertrag der Weizenpflanze durch

eine einzige von ungünstigen äußeren Bedingungen geprägte Entwicklungsphase endgültig bestimmt ist, und die Pflanze ist besser geschützt gegen einen totalen Ertragsausfall.

4.3.4 Kornzahl

Die Steigerung von Erträgen bei Getreidepflanzen gemäßiger Regionen ist verbunden mit Zunahmen der Kornzahl (Miralles et al., 2000). Diese ist nach dem Tausend-Korn-Gewicht (TKG) die zweitwichtigste Komponente für den Kornertrag (Reiner et al., 1992). Die Kornzahl pro Flächeneinheit stellt auch eine Zusammenfassung der beiden ersten Komponenten des Gesamtertrages dar, der Anzahl Ähren pro Grundfläche und der Anzahl Körner pro Ähre (Hay und Walker, 1989).

Weizenpflanzen haben die maximale Anzahl an Kornanlagen mit dem Erreichen des Stadiums 31, wenn der erste Knoten fühlbar ist, gebildet. Im Anschluß daran und bis über den Zeitpunkt der Blüte hinaus findet eine zahlenmäßige Reduktion statt. Gleichzeitig werden aber auch die erhaltenen Kornanlagen bis zur Blüte und zum Korn weiterentwickelt. Bei günstigen Bedingungen ist diese Reduktion geringer ausgeprägt als bei Mangel- bzw. Streßbedingungen (Reiner et al., 1992). Von daher ist zu erwarten, daß sich eine durch hohes CO₂ bedingte Verbesserung der Umweltbedingungen gerade in dieser Phase der Entwicklung positiv auf die Kornzahl auswirken sollte. Tatsächlich konnten Krenzer und Moss (1975) beobachten, daß vor der Anthese zudosiertes CO₂ die Kornzahl steigerte, eine Applikation nach der Anthese diesen Effekt jedoch nicht hatte.

Auch im vorliegenden Versuch wurde die erwartete Steigerung der Kornzahl durch erhöhtes CO₂ beobachtet. Sie fiel 1998 mit +40 % stärker aus als 1999 mit +23 %. Eine Zunahme der Kornzahl an Weizenpflanzen, die während der gesamten Vegetationsperiode erhöhtem CO₂ ausgesetzt waren, ist in zahlreichen anderen Studien beschrieben worden (Sionit et al., 1980; Havelka et al., 1984; Mitchell et al., 1995).

Die gesamte Kornzahl wurde im Jahre 1998 durch Wassermangel um 42 % reduziert. Dabei waren die Nebenähren weitaus stärker betroffen als die Hauptähren. Hier dürfte sich zeigen, daß der Haupthalm bei Mangelzuständen gegenüber den untergeordneten Trieben bevorzugt wird. Durch gleichzeitige Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration konnte die Abnahme abgeschwächt werden. Dieser generelle negative Effekt durch Wassermangel sowie der positive Einfluß durch erhöhtes CO₂ (Reduktion weniger stark ausgeprägt) wurde genauso auch von Sionit et al. (1980) beschrieben.

1999 war die gesamte Kornzahl durch Wassermangel um 18 % erniedrigt. Verursacht war diese Entwicklung ausschließlich durch die Vorgänge an den Seitentrieben. So war an den

Hauptähren die Kornzahl trotz Wassermangel erhöht. Auch dies dürfte in der Bevorzugung der Haupttriebe begründet sein. Die Pflanzen haben in den Austrocknungszyklen die Hauptähren auf Kosten der Nebenähren bevorzugt.

4.3.4.1 Ährenzahl pro Pflanze und Kornzahl pro Ähre

Interessante Unterschiede ergeben sich, wenn die die Kornzahl bestimmenden Einzelkomponenten getrennt betrachtet werden. So war 1998 die Anzahl der Ähren pro Pflanze um 37 % ($p < 0,001$) gesteigert und die Zahl der Körner pro Ähre um 3 % (nicht signifikant). Dies deckt sich mit den von Havelka et al. (1984) an Winterweizen gemachten Beobachtungen. Ein solches Ergebnis kann zurückgeführt werden auf die stark erhöhte Zahl an Seitentrieben, die - wie bereits erwähnt- bei der Ernte 1998 aufgetreten war. 1999 stellte sich die Situation anders dar. Die Anzahl der Ähren pro Pflanze war um 2 % (nicht signifikant) gesteigert, die Kornzahl pro Ähre um 20 % ($p = 0,006$). Letztere war somit für die Zunahme der gesamten Kornzahl verantwortlich. Die geringe Mehrzahl an Ähren steht in Einklang mit der ebenfalls nur geringfügig gesteigerten Anzahl an Seitentrieben. Deutliche Steigerungen der Kornzahl pro Ähre unter erhöhtem CO_2 konnten Weigel et al. (1994) an zwei Sorten Gerste ausmachen. Aber neben dieser Erhöhung war zusätzlich auch noch die Anzahl der Ähren pro Flächeneinheit um mehr als 25 % gesteigert.

Die Ursache für das zwischen den beiden Versuchsjahren differierende Verhalten in der pflanzlichen Reaktion ist nicht eindeutig zu benennen. Das fast völlige Austrocknen des Bodens 1999 hätte dazu führen können, daß bei gleichzeitigem Wassermangel die Erhöhung der CO_2 -Konzentration keinen positiven Einfluß ausüben konnte und es sogar zu einer Verminderung der Ährenzahl pro Pflanze um 5 % kam. In diesem Zusammenhang muß aber die Frage gestellt werden, warum es dann 1998 eine Förderung durch CO_2 bei Wassermangel um 44 % gab, obwohl auch hier fast kein pflanzenverfügbares Bodenwassers im ungefähr gleichen Entwicklungsstadium vorhanden war, und warum 1999 auch bei guter Bewässerung nur eine Förderung von 8 % erzielt wurde, 1998 aber von 33 %.

Am wahrscheinlichsten dürfte sein, daß Unterschiede im Klima den Ausschlag für die unterschiedlichen Reaktionen der Pflanzen gegeben haben. Die Aussaat erfolgte 1998 am 22. April und 1999 am 3. und 4. Mai, das heißt elf bzw. zwölf Kalendertage später. So ist zu bedenken, daß die Pflanzen auch alle weiteren Entwicklungsstadien an unterschiedlichen Zeitpunkten erreicht hatten. Beispielsweise konnte das Stadium 31 1998 schon am 29. Mai und 1999 erst am 7. Juni (neun Kalendertage später) festgestellt werden. Daraus folgt, daß die Umweltbedingungen, insbesondere die Photoperiode und die Temperatur, unterschiedlich

waren und folglich die Entwicklungsstadien, die die Ertragskomponenten bestimmen, unter differierenden Bedingungen durchlaufen wurden (Hay und Walker, 1989). Als Beispiel für variierende Temperatursummen in einzelnen Entwicklungsabschnitten kann beispielsweise der Zeitraum vom Stadium 21 (erster Seitensproß vorhanden) bis zum Stadium 35 (fünfter Knoten fühlbar) (Tottman und Broad, 1987) dienen, in den der Zeitpunkt der maximalen Kornanlagen fällt. Im Jahre 1998 betrug der Wert für die Temperatursumme 512, 1999 aber nur 381, obwohl die Zeitspanne zwischen den Stadien 1999 noch etwas länger war. Vielleicht hat die höhere Temperatur dazu geführt, daß 1998 kein Effekt durch erhöhtes CO₂ auftrat. Eventuell konnte unter diesen speziellen vorherrschenden Bedingungen hohes CO₂ nicht fördernd wirken, und in beiden Konzentrationen wurden praktisch gleich viele Kornanlagen gebildet. Falls allerdings zu diesem Zeitpunkt die Zahl der Kornanlagen, also der Maximalwert, unter erhöhtem CO₂ gesteigert war, hätte auch eine stärkere Reduktion in den folgenden Entwicklungsabschnitten stattgefunden haben können. Hier besteht weiterer Forschungsbedarf.

Für Unterschiede in der von den Beständen absorbierten photosynthetisch aktiven Strahlung kann der Zeitraum zwischen den Stadien 31 (erster Knoten fühlbar) und 65 (halbe Anthese) (Tottman und Broad, 1987) beispielhaft angeführt werden. 1998 wurde in dieser Spanne unter Umgebungsluft etwas weniger Strahlung absorbiert als unter erhöhtem CO₂ (653 vs. 671 mol Photonen/m²). Im Jahr 1999 bestand dagegen kein Unterschied zwischen den CO₂-Stufen (619 vs. 621 mol Photonen/m²).

In den unterschiedlichen klimatischen Bedingungen kann auch begründet sein, dass die Anzahl der Ähren pro Pflanze unter erhöhtem CO₂ stark gefördert wurde (1998) oder keine Steigerung aufwies (1999). Gleichzeitig stellt diese ungleiche Ährenanzahl möglicherweise den Grund für die differierende Reaktion bei den Kornzahlen pro Ähre dar. So sinkt diese bei einer höheren Bestandesdichte bzw. einer Mehrzahl an Ähren pro Fläche (Reiner et al, 1992). Desweiteren besitzen Nebenähren in der Regel weniger Körner als Hauptähren, so daß 1999, als die Hauptähren einen größeren Anteil an allen Ähren ausmachten als 1998, die Kornzahl pro Ähre stärker gesteigert war.

Folgender Einfluß von Wassermangel auf die Anzahl Ähren pro Pflanze und die Kornzahl pro Ähre konnte festgestellt werden: Die Reduktion der Ähren pro Pflanze war bei den Endernten mit -28 % in 1998 und mit -30 % in 1999 praktisch identisch und läßt sich mit der ungünstigen Wasserversorgung erklären. So führt die Konkurrenzsituation um das im Mangel vorhandene Wasser dazu, daß Seitentriebe verkümmern und keine Ähren tragen, wozu sie bei guter Bewässerung in der Lage waren. Daß die Ährenzahl nicht ebenso erhöht war wie die

Anzahl der Seitensprosse, ist dadurch zu erklären, daß letztere erst ab der dritten Ernte zugenommen hatten. Wenige Tage vor dieser Ernte war der zweite Trocknungszyklus beendet und die Pflanzen wurden bewässert. Werden in einer so späten Phase der Entwicklung, in der die Anzahl der Ähren und die Kornzahl pro Ähre endgültig festgelegt sind, die Umweltbedingungen verbessert, so kann die Pflanze höchstens noch mit der Bildung vegetativer Triebe reagieren, die aber nicht mehr zur Reife gelangen (Fischbeck et al., 1975).

Anders stellt sich die Situation für die Kornzahl pro Ähre dar. Diese war bei Wassermangel 1998 um 20 % reduziert und 1999 um 18 % gesteigert. Das Ergebnis von 1998 deckt sich mit den Befunden früherer Studien (Chaudhuri et al., 1990; Abayomi und Wright, 1999). Die Beobachtung des Jahres 1999 ist dagegen als eher ungewöhnlich zu bezeichnen. Laut Baier und Robertson (1969) wird die Kornzahl pro Ähre am stärksten durch Wassermangel verkleinert, der sich in den 15 Tagen vor der Anthese ereignet. Die Summen des pflanzenverfügbaren Bodenwassers für diesen Zeitraum zeigten in den beiden Untersuchungsjahren aber nur minimale Unterschiede: 1998 betrug der Wert 169 mm und 1999 173 mm. Diese geringfügige Menge an zusätzlichem Wasser, die den Pflanzen im zweiten Versuchsjahr zur Verfügung stand, kann nicht als Erklärung dafür dienen, daß im ersten Jahr die Kornzahl pro Ähre reduziert und im zweiten gesteigert war. Möglich wäre natürlich auch, daß die Pflanzen 1999, als mit Versuchsflächen anstelle von großen Töpfen gearbeitet wurde, in tieferen Bodenschichten -unterhalb des Meßbereichs der TDR-Sonde- noch größere Mengen Wasser vorfanden als es in den Töpfen der Fall war. Wenn dies jedoch der Fall gewesen wäre, stellt sich natürlich die Frage, warum dann die Kornzahl pro Ähre gesteigert war, andere Größen aber nicht. Die Reduktion der Ährenzahl könnte so stark ausgefallen sein, daß die Pflanzen über die Kornzahl in den Ähren gegengesteuert haben, um den Verlust zu kompensieren. Dieser Vermutung steht entgegen, daß die Reduktion der Ähren pro Pflanze in beiden Versuchsjahren in der gleichen Größenordnung erfolgte (1998: -28 %; 1999: -30 %). Denkbar ist auch, daß die unterschiedliche Art und Weise, in der die Pflanzen dem Wassermangel ausgesetzt waren, dazu geführt hat, daß so gegensätzliche Reaktionen auftraten. Vielleicht hat einmaliges sehr starkes Bewässern am Ende eines Trocknungszyklus mit dem sehr ausgeprägten Anstieg des pflanzenverfügbaren Bodenwassers einen positiven Effekt auf die Pflanze ausgeübt, der im Zustand eines schwächeren, dafür allerdings beständig herrschenden Wassermangels nicht auftrat.

4.3.5 Tausend-Korn-Gewicht

Die wichtigste den Kornertrag bestimmende Komponente ist laut Reiner et al. (1992) das Tausend-Korn-Gewicht (TKG). Dabei scheint der Kornertrag in engerer Beziehung zur Ährendichte als zum Korngewicht (und somit auch zum TKG) zu stehen (Gales, 1983), woraus geschlossen werden kann, daß bei Getreidepflanzen das Korngewicht der stabilste der drei oben genannten den Ertrag bildenden Faktoren ist. Als Ausnahme hiervon werden allerdings Jahre mit extremer Witterung angeführt (Hay und Walker, 1989).

Nach dem Ährenschieben, Stadium 59 (Tottman und Broad, 1987), erfolgt durch die oberen Blätter der Weizenpflanze die Bildung von Reservestoffen, welche dann nach dem Transport zu den Kornanlagen in diesen eingelagert werden. Hierdurch wird das TKG ganz entscheidend beeinflusst, wobei das Fahnenblatt für mehr als die Hälfte des Korngewichts verantwortlich zeichnet. Weiterhin sind die grünen Gewebe der Ähre selber sowie das zweitoberste Blatt an der Assimilatbildung beteiligt. Die Grundlage für die Akkumulation organischer Stoffe in den Körnern ist das photosynthetische Potential des Fahnenblattes und des zweiten Blattes in der Zeit nach der Anthese (Mogensen et al., 1994). Da mehr als 50 % der Korninhaltsstoffe im Zeitraum vom 10. bis zum 25. Tag nach der Blüte gebildet und eingelagert werden, ist es wichtig, daß in der Phase von der Anthese bis zur Erntereife die Ähre sowie die oberen Blätter der Pflanze gesund sind und nicht unter irgendeinem Streß leiden müssen (Hay und Walker, 1989; Reiner et al., 1992). In Übereinstimmung hiermit konnten Krenzer und Moss (1975) feststellen, daß der Ertragszuwachs durch eine CO₂-Erhöhung in der Zeit nach der Anthese durch gesteigerte Korngewichte hervorgerufen worden war.

Das mittlere TKG wurde in beiden Versuchsjahren durch erhöhtes CO₂ in geringem Ausmaß gesteigert. Jedoch war diese Zunahme nicht signifikant. Diese schwache Reaktion ist nicht überraschend, wenn bedacht wird, daß das Korngewicht als stabiler, nur schwach beeinflussbarer Ertragsfaktor gilt. Zunahmen des Korngewichts durch gegenüber der Umgebungsluft erhöhtes CO₂ wurden in einigen Experimenten beobachtet. Chaudhuri et al. (1990) konnten dies an Winterweizen feststellen, Pettersson et al. (1993) an Gerstenpflanzen. Jedoch wurde auch von Versuchen berichtet, in denen das TKG durch die CO₂-Konzentration nicht beeinflusst wurde und unverändert blieb (Gifford, 1977; Sionit et al., 1980, 1981a) oder in denen Reduktionen des TKG festgestellt wurden (Weigel et al., 1994; Fangmeier et al. 1996a, b). Daß 1998 die prozentuale Zunahme an den Nebenähren sehr viel stärker ausfiel als an den Hauptähren, liegt daran, daß unter Umgebungsluft und Wassermangel auf dem Tschernosem überhaupt keine Körner an Nebenähren gebildet wurden und dieser Nullwert in

die Berechnung einfloß. 1999 fiel die Erhöhung an den Hauptähren stärker aus. Dies lag vor allem daran, daß bei gleichzeitigem Wassermangel trotz hohem CO₂ an den Nebenähren ein reduziertes TKG auftrat. Hier dürfte eine Bevorzugung der Haupttriebe durch die Pflanzen stattgefunden haben, da eventuell der Wasserstreß nicht voll kompensiert werden konnte und Haupttriebe gegenüber Nebentrieben in der Konkurrenz um Wasser überlegen sind (Reiner et al., 1992).

Die durch Wassermangel verursachten Änderungen des TKG in den zwei Versuchsjahren unterscheiden sich klar voneinander. So wurde 1998 eine Reduktion des TKG beobachtet, die sowohl an den Haupt- als auch an den Nebenähren signifikant war. Eben solche Ergebnisse hatten Chaudhuri et al. (1990) bei Winterweizen und Saeed et al. (1997) bei Mais ermittelt. Wie bereits erwähnt, ist die Zeit nach der Anthese bis zur Erntereife besonders wichtig für die Kornfüllung und somit für das TKG. In dieser Zeit waren die Pflanzen der Behandlungen mit Wassermangel keinen idealen Bedingungen ausgesetzt, und der Anteil an seneszenten Blattfläche war erhöht, so dass die Abnahme des TKG nicht überrascht. Um solche Auswirkungen durch Streß, z.B. Wassermangel oder Blattkrankheiten, zu minimieren, ist es möglich, daß die Pflanze beträchtliche Mengen an Assimilaten, die vor der Anthese in Halmen oder Blattscheiden zwischengelagert wurden, für die Kornfüllung bereitstellt. Damit können die Verluste zwar nicht unbedingt komplett kompensiert, aber zumindest in kleinerem Rahmen gehalten werden. Unter guten Umweltbedingungen sind diese remobilisierten Assimilate zu fast 10 % am endgültigen Trockengewicht der Körner beteiligt (Austin et al., 1977). Unter ungünstigen Bedingungen allerdings steigt dieser Anteil stark an. So fanden Austin et al. (1980) für Gerste in zwei aufeinanderfolgenden Jahren, von denen das erste durch höhere Temperaturen und größere Trockenheit gekennzeichnet war, heraus, daß die vor der Anthese gebildeten Assimilate zu 44 % des finalen Kornertrages im klimatischen ungünstigen Jahr beitrugen.

1999 war an den Hauptähren das TKG unter Wassermangel nur um 1,3 % gesenkt und an den Nebenähren sogar um 8,7 % erhöht. Dieses auf den ersten Blick überraschende Ergebnis kann in Ansätzen mit der Wasserversorgung der Pflanzen erklärt werden. Einen Tag nachdem die Pflanzen das Stadium 69 (Tottman und Broad, 1987) erreicht hatten, welches den Abschluß der Anthese kennzeichnet, wurden die wassergestreßten Pflanzen gegossen. Zehn Tage später betrug die Menge an pflanzenverfügbarem Wasser im Boden noch ungefähr 25 bis 30 mm. Demnach waren die Pflanzen in dieser für die Kornfüllung wichtigen Phase keinem starken Wassermangel ausgesetzt, so daß auch das TKG nicht negativ beeinflusst sein mußte. Hier dürfte eher die Menge der remobilisierbaren Assimilate, welche vor der Anthese gebildet

werden (s.o.), vom Wassermangel betroffen gewesen sein. Auch das beschleunigte Ablaufen dieses Entwicklungsabschnittes (siehe Abschnitt 4.2.1) und die damit einhergehende vermutete reduzierte Kornfüllung hatten also keine negativen Auswirkungen auf das TKG.

4.3.6 Ernteindex

Der Ernteindex, das Verhältnis des Kornertrages zur gesamten oberirdischen Biomasse, wurde 1998 im Mittel aller Behandlungen praktisch nicht durch die Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration beeinflusst. Diese Beobachtung steht in Einklang mit den von Havelka et al. (1984) und Mulholland et al. (1998) präsentierten Ergebnissen. Daraus ergibt sich, daß Ertragsgewinne unter hohem CO₂ durch eine Zunahme der absoluten Pflanzengröße bedingt waren, die Pflanzen aber nicht effizienter gewachsen sind. In Interaktion mit den unterschiedlichen Bewässerungen war allerdings ein bemerkenswerter Unterschied der CO₂-Effekte zu beobachten. So wurde der Ernteindex bei guter Bewässerung um 5,8 % gesteigert, bei Wassermangel aber um 4,6 % reduziert. Dies läßt darauf schließen, daß unter den speziellen Bedingungen dieses Experiments ein offensichtlich vorhandener positiver Effekt des Kohlendioxids durch den Wasserstreß zunichte gemacht wurde. 1999 war der Ernteindex im Mittel um 11,3 % durch CO₂ erhöht. Dieser positive Effekt galt für beide Bewässerungen in etwa der gleichen Größenordnung. Eine solche Antwort der Pflanzen auf die veränderten Wachstumsbedingungen ist aus landwirtschaftlicher Sicht ideal, da die Teile der Pflanzen überproportional gefördert werden, die landwirtschaftlich genutzt werden. In diesem zweiten Versuchsjahr war der Ernteindex auch trotz Wassermangel leicht, jedoch nicht signifikant, gesteigert (+5,3 %). Im Gegensatz dazu wurde 1998 eine signifikante Reduktion (-8,3 %) festgestellt. Hier scheint also die unterschiedliche Art der Streßausübung einen Einfluß zu haben. Abayomi und Wright (1999) beobachteten an drei Weizensorten unter Wassermangel einen gesteigerten Ernteindex, wenn der Streß in der vegetativen Phase der Pflanzen ausgeübt wurde, und einen reduzierten Ernteindex bei Streß in der reproduktiven Phase. Dies läßt die Vermutung zu, daß der moderate aber beständige Dauerstreß im Jahr 1998 einen schädlicheren Einfluß hatte als die Trocknungszyklen, die durch einmalige starke Wassergaben unterbrochen wurden, wie dies schon für die einzelnen den Ertrag bestimmenden Parameter aufgeführt worden ist.

4.4 Einfluß der verschiedenen Behandlungen auf den Blattgaswechsel

4.4.1 Photosynthesemessungen

Die Erhöhung atmosphärischer CO₂-Konzentrationen erhöht die Photosynthese und erniedrigt die Photorespiration in C₃-Pflanzen. Die Ursachen hierfür sind gut bekannt. Die Rubisco ist für die Reaktion von CO₂ mit Ribulose-1,5-bisphosphat (RuBP) verantwortlich. Bei den gegenwärtigen Konzentrationen an Kohlendioxid in der Atmosphäre ist diese Reaktion nicht gesättigt. So reagiert auch Sauerstoff mit RuBP und es wird Phosphoglycolat produziert, bei dessen weiterer Metabolisierung schließlich in der Photorespiration CO₂ freigesetzt wird. Bei verdoppeltem CO₂-Gehalt in der Atmosphäre wird die Photorespiration verringert und somit die Photosyntheserate gesteigert (Lawlor und Mitchell, 2000). Sharkey (1988) geht bei einer Verdopplung der gegenwärtigen atmosphärischen CO₂-Konzentration von einer Abnahme des Verhältnisses der Photorespiration zur Photosynthese um 50 % aus.

Da die Gaswechsellmessungen in der vorliegenden Arbeit in den Open-top Kammern unter Freiland-ähnlichen, variablen Bedingungen stattfanden, beinhalten die Daten eine entsprechende Variationsbreite aufgrund des direkten und indirekten Einflusses von Umweltfaktoren wie Wasserdampfsättigungsdefizit, Temperatur und Einstrahlung auf den Gaswechsel. Die erhaltenen Daten liefern lediglich Momentaufnahmen, lassen aber durchaus Rückschlüsse auf die Einflüsse der CO₂- und Bewässerungsbehandlungen zu.

Die Photosynthese war im Versuchsjahr 1999 im Saisonmittel beider Bewässerungsstufen durch erhöhtes CO₂ um 13 % gesteigert. Datengrundlage bilden dabei Meßkampagnen während der Wachstumsstadien 59, 77 und 85. Wichtig bei der Bewertung ist der Blick auf das "Verhalten" der Photosynthese in den einzelnen Entwicklungsstadien. So berichten Mitchell et al. (1999) von starken Förderungen vor der Anthese, die dann aber später in der Phase der Kornfüllung nicht mehr gegeben waren. Diese Entwicklung konnte im hier vorliegenden Versuch unter guter Bewässerung ebenfalls beobachtet werden. So betrug die Förderung vor der Anthese (Stadium 59) noch über 35 %, um nach der Anthese bei lediglich 2 bzw. 7 % (Stadium 77 bzw. 85) zu liegen. Eine Erklärungsmöglichkeit für dieses Verhalten der Pflanzen kann die Verschiebung des Quellen-Senken-Gleichgewichts sein. So ist vor der Anthese die Möglichkeit gegeben, den unter erhöhtem CO₂ zusätzlich assimilierten Kohlenstoff für das Wachstum der Reproduktionsorgane (Ähren) zu nutzen oder ihn zu speichern (Fruktane in den Internodien). Nach endgültiger Festlegung der Anzahl an Körnern und Ähren fällt die Möglichkeit weg, zusätzliche Senken zu bilden, und der Kohlenstoff kann nicht mehr unbegrenzt eingelagert werden. Damit kommt es trotz einer unter erhöhtem CO₂

vergrößerten Senkenzahl in späteren Entwicklungsstadien zu einem Überangebot aus den Kohlenstoffquellen, was über eine negative Rückkopplung (Endprodukthemmung) zu einer verringerten Photosynthese führen kann (DeLucia et al., 1985; Arp, 1991). Die Photosyntheseleistung der gesamten Pflanze kann aber auch in diesem Fall - aufgrund der insgesamt größeren Blattfläche - noch gesteigert sein. Unter Bedingungen des gleichzeitigen Wassermangels stellte sich die Situation anders dar. Hier war an den beiden Terminen nach der Anthese die Photosynthese durch erhöhtes CO₂ um 7 % bzw. um 38 % gesteigert worden. Der letzte Wert ist noch größer als der fördernde Effekt vor der Anthese. Eine negative Rückkopplung aufgrund fehlender Senkenkapazitäten trat demnach nicht auf. Wassermangel bewirkte mit einer Ausnahme (Stadium 77 bei gleichzeitig erhöhtem CO₂) eine Reduktion der Photosynthese. Auffallend ist, daß diese Reduktion in einem prozentual gesehen sehr kleinen Ausmaß stattfand, abgesehen vom Stadium 85. Hier waren Abnahmen durch Wasserstreß von -35 % unter Umgebungsluft und -16 % unter erhöhtem CO₂ beobachtet worden. Unterschiedlich starke Abnahmen in der Photosynthese durch Wassermangel je nach Wachstumsstadium haben auch Sairam et al. (1990) beschrieben. So konnten diese Autoren an mehreren Weizensorten feststellen, daß während der Anthese die Reduktion stärker ausgeprägt war als während der Phase der Seitensproßbildung. Lawlor und Uprety (1993) berichteten, daß Pflanzen die in der vegetativen Entwicklung Wassermangel erfuhren, kleinere Blätter und oftmals auch eine geringere Anzahl an Blättern ausbildeten, bevor die Photosyntheseraten merklich verändert waren.

Die stomatäre Leitfähigkeit war in allen drei Stadien unter erhöhtem CO₂ reduziert, mit Ausnahme des Stadiums 85 unter gleichzeitigem Wassermangel. Dieses Schließen der Stomata ist neben der Photosyntheseförderung der zweite zahlreich beschriebene (z.B. Mansfield et al., 1990; Lockwood, 1995) direkte Effekt des Kohlendioxids auf den pflanzlichen Gaswechsel. Warum es einmal zur Erhöhung der stomatären Leitfähigkeit kam, konnte nicht festgestellt werden. Gerade in der Kombination von Wassermangel und erhöhtem CO₂ sollte ein Stomataschluß erwartet werden. Die tatsächlich aufgetretene Zunahme der Öffnungsweite fiel dann auch mit der oben beschriebenen stark geförderten Photosynthese zusammen. Es ist anzumerken, daß in dieser späten Phase der Entwicklung die stomatären Leitfähigkeiten sehr geringe Werte von größtenteils unter 0,1 mol m⁻² s⁻¹ aufwiesen, so daß die starke prozentuale Förderung in ihren absoluten Auswirkungen nicht überbewertet werden sollte. Bhattacharya et al. (1994) fanden in einem FACE-Experiment einen stärkeren Schluß der Stomata durch erhöhtes CO₂ bei Pflanzen unter Wassermangel gegenüber den ausreichend mit Wasser versorgten.

Die der Reduktion der Photosynthese unter Wassermangel zugrunde liegenden Ursachen können in die Kategorien stomatär bedingt und nicht-stomatär bedingt eingeteilt werden (Wise et al., 1990). Stomatär bedingt bezieht sich auf die unter Wassermangel geringere stomatäre Öffnungsweite, die einen reduzierten Fluß von Kohlenstoff ins Mesophyll bedingt und dadurch die Photosynthese hemmt (Flexas et al., 1998). Nicht-stomatär bezeichnet direkte Auswirkungen des Wassermangels zum Beispiel auf die Aktivität des Calvin-Zyklus (Kaiser et al., 1981) oder die Hemmung der Elektronentransportkette (Björkman und Powles, 1984). Im zeitlichen Verlauf bewirkte Wassermangel in den Umgebungsluftbehandlungen eine stetig abnehmende stomatäre Öffnungsweite, wie sie für Wassermangel oftmals beschrieben wurde (z.B. Farquhar et al., 1987; Escalona et al., 1999). Dieser Stomataschluß ist, da sehr schnell durchführbar, für Pflanzen die erste Möglichkeit, um auf Trockenheit zu reagieren (Yordanov et al., 2000). Unter hohem CO_2 konnte im Stadium 77 eine erhöhte Leitfähigkeit trotz Wassermangel festgestellt werden. Diese dürfte auch der Grund sein, warum die Photosynthese in dieser Behandlung an diesem Zeitpunkt nicht reduziert war. Die unter erhöhtem CO_2 zu beobachtende Abnahme der stomatären Leitfähigkeit führt zu einer Steigerung der photosynthetischen Wassernutzungseffizienz aufgrund der reduzierten Wasserabgabe, und zwar unabhängig davon, ob die Photosynthese selbst gesteigert ist oder nicht (Drake et al., 1996). Dabei ist allerdings zu bedenken, daß hieraus nicht gefolgert werden darf, daß durch ein gesteigertes Angebot an CO_2 in der Atmosphäre auch automatisch der absolute Wasserverbrauch der gesamten Pflanze abnimmt. So bewirkt die größere Blattfläche einer Pflanze einen größeren Wasserverbrauch, der die Wasserersparnis aufgrund der gesteigerten Effizienz aufwiegen kann (Morison und Gifford, 1984).

Die Wassernutzungseffizienz der Photosynthese, also das Verhältnis des assimilierten Kohlenstoffs zum transpirierten Wasser pro Blattflächeneinheit, war im vorliegenden Versuch durch erhöhtes CO_2 an allen drei untersuchten Stadien in beiden Bewässerungsstufen gesteigert.

Unter Bedingungen des Wassermangels war die photosynthetische Wassernutzungseffizienz zumeist verschlechtert, da die stomatäre Leitfähigkeit und die Photosynthese verringert waren. Unter diesen speziellen Bedingungen ist es für die Pflanzen primär wichtig, eine Verringerung der Wasserabgabe zu erreichen.

4.4.2 A/c_i-Kurven

Wachstum unter hohem CO₂ veränderte die A/c_i-Kurven, die insgesamt flacher verliefen, das heißt eine reduzierte Photosyntheseleistung bei jeder interzellulären CO₂-Konzentration aufwiesen. Sage et al. (1989) machten eine solche Beobachtung an *Brassica oleracea*. Allgemein ist ein solches Verhalten oftmals in älteren Blättern bzw. bei Nährstoffmangel anzutreffen (Sage und Reid, 1994). V_{cmax}, die maximale Geschwindigkeit der Carboxylierung der Rubisco, welche RuBP gesättigt ist und durch die Menge des aktiven Enzyms bestimmt wird (Farquhar et al., 1980; Centritto und Jarvis, 1999), zeigte durch die Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration keine einheitliche Reaktion und war sowohl erniedrigt als auch gesteigert. Eine solche Beobachtung wurde auch von Hogan et al. (1996) beschrieben. Eine Reduktion von V_{cmax} führt zur Verringerung der Photosyntheseraten bei niedrigen interzellulären CO₂-Werten sowie zu einer flacheren Steigung der Kurven. Die Photosynthesekapazität bei hohen interzellulären CO₂-Werten ist dagegen nicht betroffen. Die flachere Anfangssteigung der A/c_i-Kurven ist in der Literatur häufig beschrieben worden (Stitt, 1991; Koike et al., 1996; Roberntz und Stockfors, 1998). Durch das Mehr an CO₂ ist die Carboxylierung der Rubisco gegenüber der Oxygenierung gefördert. Das hat zur Folge, daß die Rubisco nun das Potential hat, mehr Ribulose-1,5-bisphosphat (RuBP) zu verarbeiten, als bereitgestellt werden kann (Sage, 1990). Die Photosynthese ist nicht mehr Rubisco-limitiert, sondern durch die Regeneration von RuBP. Offensichtlich besitzt der Photosyntheseapparat eine genügend große Plastizität, um auf Änderungen der Konstellation einzelner limitierender Prozesse zu reagieren. Wenn die Photosynthese durch einen bestimmten Prozeß limitiert ist, werden die nicht-limitierenden Prozesse nach unten reguliert, um wieder in Einklang mit dem limitierenden Schritt gebracht zu werden (Sage, 1990). Der primäre Effekt einer reduzierten Rubisco-Kapazität ist es also, eine unnötige Investition in überflüssige Enzymkapazitäten zu vermeiden (Sage, 1994).

Die Regenerationsrate der RuBP ist limitiert durch die Bereitstellung von NADPH sowie ATP, deren Produktion wiederum von der photosynthetischen Elektronentransportrate bestimmt ist (Farquhar et al., 1980). Die Größe J_{max} steht für die maximale, lichtgesättigte Elektronentransportrate und stellt somit ein Maß für die Regenerationskapazität von RuBP dar. Im vorliegenden Versuch war J_{max} unter hohem CO₂ immer erniedrigt. Turnbull et al. (1998) und Griffin et al. (2000) fanden dies an Nadeln von *Pinus radiata* D. Don., Rey und Jarvis (1998) an Blättern von *Betula pendula* Roth. Insgesamt ist also eine Regulierung der Photosynthese nach unten eingetreten.

Auch der Vergleich der Photosyntheseraten bei der gleichen atmosphärischen CO_2 -Konzentration (383 oder $693 \mu\text{mol mol}^{-1}$) zeigte abgesehen von einer Ausnahme eine reduzierte Photosynthesekapazität der in hohem CO_2 gewachsenen Pflanzen, was ebenfalls als Regulierung nach unten gilt (Long, 1991) und beispielsweise von Rey und Jarvis (1998) beschrieben wurde.

Wassermangel reduzierte J_{max} immer, V_{cmax} bis auf eine Ausnahme ebenfalls. Folglich waren die A/c_i -Kurven weniger steil und verliefen auch bei hohen interzellulären CO_2 -Konzentrationen niedriger. Eine Reduktion der Photosyntheserate bei allen interzellulären CO_2 -Konzentrationen ist in zahlreichen Studien beschrieben worden (Comstock und Ehleringer, 1984; Forseth und Ehleringer, 1983) und zeigt, daß die verminderten Photosyntheseraten die Folge einer reduzierten Rubisco-Kapazität sowie einer reduzierten Kapazität der RuBP-Regeneration sind. Eine derart starke Reduktion (Halbierung der Maxima) der Kurven wie von Centritto et al. (1999) für Kirschen beschrieben, wurde allerdings nicht festgestellt. Im Stadium 69 wurden höhere Photosyntheseraten bei Wasserstreß erreicht als im Stadium 59, obwohl in der Zwischenzeit keine Bewässerung der Pflanzen erfolgte. Dies zeigt, daß die Reduzierung der Photosynthese durch Wassermangel keine dauerhaften Schäden hinterlassen hat und reversibel ist, wie auch von Le Thiec und Dixon (1996) beobachtet. Da die letzte Wassergabe vor dem Stadium 59 stattfand, hätte den Pflanzen am Stadium 69 eigentlich weniger Bodenwasser zur Verfügung stehen und die Maxima der A/c_i -Kurven hätten niedriger sein sollen. Es besteht natürlich die Möglichkeit, daß durch die Bildung neuer Wurzeln tiefer liegende wasserführende Bodenschichten vom Weizen nutzbar gemacht wurden. Genauso gut denkbar ist aber auch, daß Unterschiede in den Umgebungsbedingungen aufgetreten sind.

Die oben beschriebene Reduktion der Photosyntheseraten bei allen interzellulären CO_2 -Konzentrationen ist nicht immer festgestellt worden. So fanden Matthews und Boyer (1984) in Sonnenblumen unter Bedingungen des Wassermangels praktisch keine Veränderung der Anfangssteigung der A/c_i -Kurve, wohl aber eine deutliche Reduktion der Photosyntheserate bei erhöhten interzellulären CO_2 -Konzentrationen. Übereinstimmend damit berichteten Fredeen et al. (1991) von einer unveränderten Rubisco-Aktivität bei trockengestreßten Sonnenblumen.

Der Vergleich der A/c_i -Kurven einer gut und einer nicht gut bewässerten Pflanze ermöglicht eine Aussage über das Ausmaß der durch Wassermangel hervorgerufenen nicht-stomatären sowie stomatären Limitation der Photosyntheserate.

Stomataschluß steigert – unabhängig von seiner Ursache - die stomatäre Limitation, da die Diffusion des CO₂ ins Blatt erschwert ist, was die Photosyntheserate negativ beeinflusst unter Bedingungen, bei denen die CO₂-Verfügbarkeit limitierend wirkt. Durch eine Erhöhung des CO₂-Partialdrucks in der Umgebungsluft kann dies jedoch vermindert werden (Matthews und Boyer, 1984). Dies zeigte sich auch im vorliegenden Versuch. So war durch Wassermangel die stomatäre Limitation an allen drei Terminen (Wachstumsstadium 59, 69, 77) in beiden CO₂-Stufen reduziert. Jedoch war die Abnahme in den Pflanzen, die erhöhtem CO₂ ausgesetzt waren, etwas geringer ausgefallen. Noormets et al. (2001) fanden an einem Klon von *Populus tremuloides* Michx. durch Erhöhung der atmosphärischen CO₂-Konzentration die stomatäre Limitation reduziert. Daß an zwei Terminen auch die nicht-stomatäre Limitation durch erhöhtes CO₂ reduziert wurde, ist ungewöhnlich. Diese Limitationen sollten eigentlich nicht von dem der Pflanze zur Verfügung stehenden Kohlendioxid beeinflusst werden (Matthews und Boyer, 1984).

Laut Lawlor und Uprety (1993) ist in Blättern trockengestreßter Pflanzen der nicht-stomatäre Einfluß auf die Photosyntheserate ausgeprägter als der stomatäre und soll mit zunehmender Trockenheit noch stärker werden. Demgemäß hätte bei den Weizenpflanzen in diesem Versuch die vom Stadium 59 bis 69 stattfindende Austrocknung des Bodens die nicht-stomatäre Limitation ansteigen lassen müssen, während die Bewässerung vor dem Stadium 77 dann wieder ein Absinken der nicht-stomatären Limitation zur Folge hätte haben müssen. Diese Beobachtung konnte jedoch nicht gemacht werden.

5 Zusammenfassung

Durch den stetig steigenden Energiebedarf der Menschheit und den damit einhergehenden umfangreichen Einsatz fossiler Brennstoffe ist es seit Beginn der industriellen Revolution zu einem Anstieg von klimarelevanten atmosphärischen Spurengasen gekommen. Von der absoluten Menge her gesehen ist Kohlendioxid an erster Stelle dieser Gase zu nennen. Es wirkt einerseits direkt auf das pflanzliche Wachstum ein, andererseits kann aber auch von indirekten Einflüssen ausgegangen werden. Anhand aktueller Klimamodelle kann prognostiziert werden, daß die Konzentrationszunahme des atmosphärischen Kohlendioxid Veränderungen der zeitlichen und räumlichen Verteilung von Niederschlägen bewirken wird. Dies kann zu einem in der Vegetationsphase konstant oder periodisch reduzierten Wasserangebot für Pflanzen führen und folglich deren Wachstum beeinflussen. Ziel der vorliegenden Arbeit war es, die Auswirkungen erhöhten Kohlendioxids und Wassermangels auf Pflanzen zu untersuchen.

Dafür wurde Sommerweizen (*Triticum aestivum* L. cv. Minaret) in Open-Top-Kammern zwei CO₂-Konzentrationen, Umgebungsluft und erhöhtes CO₂ (650 µmol mol⁻¹ im Jahr 1998 und 693 µmol mol⁻¹ 1999), ausgesetzt. Weiterhin wurden zwei Bewässerungsstufen eingerichtet: gut bewässert und mangelhaft versorgt. Letztere Pflanzen erhielten 1998 ungefähr die halbe Gießmenge der gut bewässerten, um einen um ca. 50 % reduzierten volumetrischen Wassergehalt des Bodens einzustellen. 1999 durchliefen die gestreßten Pflanzen drei aufeinander folgende Austrocknungszyklen von Wassersättigung des Bodens bis fast völliger Austrocknung (volumetrischer Wassergehalt nahe Null).

Im Versuchsjahr 1998 wurde mit zwei Bodentypen, einem Tschernosem und einem Cambisol, gearbeitet, um die Abhängigkeit der pflanzlichen Reaktionen auf die veränderten Umweltbedingungen auf verschiedenen Standorten zu ermitteln. Während 1998 als Pflanzgefäße Töpfe mit einer Fläche von 0,27 m² zur Verfügung standen, wurden 1999 Flächen von 1,765 m² bepflanzt. Die Bestandesdichte lag in beiden Jahren bei 350 Pflanzen m⁻².

Destruktive Ernten dienten der Bestimmung von Biomassen und Erträgen, während mit nicht-destruktiven Erhebungen die Veränderungen einzelner Parameter im Saisonverlauf ermittelt wurden. Ferner wurden 1999 Gaswechsellmessungen vorgenommen.

Die Entwicklungsgeschwindigkeit der Pflanzen wurde durch die CO₂-Konzentration nicht beeinflußt. Wassermangel bedingte 1999 eine frühere Erntereife. Die Lichtinterzeption wurde durch Kohlendioxid gesteigert, und auch der Blattflächenindex war tendenziell erhöht. Umgekehrt bewirkte Wassermangel eine Reduktion dieser beiden Größen. Die SPAD-Werte

zeigten sowohl durch CO₂ als auch durch Wasserstreß einen reduzierten Chlorophyllgehalt der Fahnenblätter an. Dabei begann diese Abnahme erst spät in der Saison, als die Pflanzen in der Reifephase waren. In Übereinstimmung mit den sinkenden Chlorophyllgehalten der Blätter steht die erhöhte seneszente Blattfläche unter hohem CO₂ und unter Bedingungen des Wassermangels.

Die gesamte oberirdische Biomasse war 1998 unter erhöhtem CO₂ gesteigert, wobei die Pflanzen, die Wassermangel ausgesetzt waren, besonders profitierten. Im Jahre 1999 war der Fördereffekt nur an zwei von vier Ernten gegeben. Außerdem waren dort besonders die gut bewässerten Pflanzen gefördert. Wassermangel reduzierte die gesamte oberirdische Biomasse, wobei hohes CO₂ 1998 immer und 1999 zum Zeitpunkt der ersten und der letzten Ernte diesen negativen Effekt abschwächte.

Die grüne Blattbiomasse war 1998 erhöht, 1999 aber uneinheitlich beeinflusst durch die CO₂-Erhöhung. Die spezifische Blattfläche war 1998 unverändert, wurde 1999 aber gesteigert. Wassermangel führte in beiden Jahren zu einer Reduktion der grünen Blattbiomasse und 1998 auch zu einer verminderten spezifischen Blattfläche.

Der Kornertrag war in beiden Jahren unter hohem CO₂ gesteigert. Dabei profitierten 1998 besonders die wassergestreßten und 1999 besonders die gut bewässerten Pflanzen. Wassermangel führte in beiden Jahren zu einer Reduktion, die durch CO₂ etwas abgemildert (1998) bzw. verstärkt wurde (1999). Sowohl 1998 als auch 1999 waren die durch CO₂ bewirkten Ertragsänderungen von der Kornzahl und dem Tausend-Korn-Gewicht beeinflusst. Beide Größen profitierten durch die erhöhte CO₂-Menge. Wassermangel reduzierte 1998 beide Parameter, während 1999 nur die Kornzahl verringert war.

Als Konsequenz aus den Reaktionen von Biomasse und Ertrag war der Ernteindex 1998 durch CO₂ nur bei guter Bewässerung gesteigert und durch Wassermangel reduziert. 1999 dagegen erfolgte eine Steigerung sowohl durch CO₂ als auch durch Wasserstreß.

Bei den destruktiven Ernten zeigte sich für nahezu alle Parameter eine Förderung auf dem Cambisol gegenüber dem Tschernosem. Die Ursache hierfür kann in der Bewässerung gelegen haben, da den Pflanzen auf dem Cambisol über die Gießmenge absolut mehr Wasser zur Verfügung gestellt wurde. Auch konnte festgestellt werden, daß die tieferen Bodenschichten, die außerhalb des Bereiches lagen, in dem der volumetrische Bodenwassergehalt bestimmt wurde, auf dem Cambisol feuchter waren als auf dem Tschernosem.

Erhöhtes CO₂ bewirkte im Saisonmittel eine Förderung der pflanzlichen Photosynthese. Der prozentuale Gewinn verringerte sich mit fortschreitendem Pflanzenalter bei gleichzeitiger guter Bewässerung, wohingegen der stärkste relative Zuwachs bei gleichzeitigem Wasser-

mangel am letzten Meßtermin auftrat. Die stomatäre Leitfähigkeit war durch CO_2 an allen drei Terminen reduziert (bei guter Bewässerung) bzw. an den beiden ersten Terminen (schlechte Bewässerung). Die Wassernutzungseffizienz der Photosynthese war unter hohem CO_2 gesteigert. Dabei wurde bei gleichzeitiger guter Bewässerung mit zunehmender Entwicklung der Pflanzen die relative Förderung stärker, bei gleichzeitigem Wassermangel dagegen schwächer.

Wassermangel reduzierte die Photosynthese erst am letzten Meßtermin deutlich. Die stomatäre Leitfähigkeit verschlechterte sich unter Umgebungsluft mit der Zeit. Unter erhöhtem CO_2 war dieser Einfluß der Bewässerung nicht eindeutig gegeben. Die Wassernutzungseffizienz war durch Wassermangel unter Umgebungsluft zunächst reduziert, später gefördert. Unter hohem CO_2 war die Situation genau umgekehrt. Die A/c_i -Kurven zeigten sowohl unter erhöhtem CO_2 als auch unter Wassermangel eine Reduktion der Photosynthese bei hohen internen CO_2 -Konzentrationen.

Die Wassernutzungseffizienz der Biomasseproduktion war bei hohem CO_2 und bei Wassermangel verbessert. Dabei war in 1999 die Verbesserung bei Wasserstreß sehr viel ausgeprägter als in 1998. Der Grund hierfür dürfte in der unterschiedlichen Art und Weise liegen, in der die Pflanzen gestreßt wurden (moderater Dauerstreß 1998 bzw. periodisch auftretende, sich verschärfende Trockenperioden 1999).

6 Literaturverzeichnis

- Abayomi, Y.A.; Wright, D.** (1999): Effects of water stress on growth and yield of spring wheat (*Triticum aestivum* L.) cultivars. *Tropical Agriculture* 76, 120-125.
- Abrahamson, D.E.** (1989): The greenhouse effect. In: Abrahamson, D.E. (Hrsg.): The challenge of global warming. Island Press, Washington, D.C., Covelo.
- Allen Jr., L.H.** (1990): Plant responses to rising carbon dioxide and potential interactions with air pollutants. *Journal of Environmental Quality* 19, 15-34.
- Amthor, J.S.** (1995): Terrestrial higher-plant response to increasing atmospheric [CO₂] in relation to the global carbon cycle. *Global Change Biology* 1, 243-274.
- Amthor, J.S.; Loomis, R.S.** (1996): Integrating knowledge of crop responses to elevated CO₂ and temperature with mechanistic simulation models: model components and research needs. In: Koch, G.W.; Mooney, H.A. (Hrsg.): Carbon dioxide and terrestrial ecosystems. Academic Press, San Diego, New York, Boston, London, Sydney, Tokyo, Toronto.
- Andre, M.; Du Cloux, H.** (1993): Interaction of CO₂ enrichment and water limitations on photosynthesis and water efficiency in wheat. *Plant Physiology and Biochemistry* 31, 103-112.
- Arp, W.J.** (1991): Effects of source-sink relations on photosynthetic acclimation to elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment* 14, 869-875.
- Arp, W.J.; van Mierlo, J.E.M.; Berendse, F.; Snijders, W.** (1998): Interactions between elevated CO₂ concentration, nitrogen and water: effects on growth and water use of six perennial plant species. *Plant, Cell and Environment* 21, 1-11.
- Austin, R.B.; Edrich, J.A.; Ford, M.A.; Blackwell, R.D.** (1977): The fate of the dry matter, carbohydrates and ¹⁴C lost from the leaves and stems of wheat during grain filling. *Annals of Botany* 41, 1309-1321.
- Austin, R.B.; Morgan, C.L.; Ford, M.A.; Blackwell, R.D.** (1980): Contributions to grain yield from pre-anthesis assimilation in tall and dwarf barley phenotypes in two contrasting seasons. *Annals of Botany* 45, 309-319.
- Baier, W.; Robertson, G.W.** (1969): Estimating yield components of wheat from calculated soil moisture. *Canadian Journal of Plant Science* 47, 617-630.
- Baker, J.T.; Allen Jr., L.H.; Boote, K.J.; Jones, J.W.** (1990): Developmental responses of rice to photoperiod and carbon dioxide concentration. *Agricultural and forest meteorology* 50, 201-210.

- Baker, J.T.; Allen Jr., L.H.** (1994): Assessment of the impact of rising carbon dioxide and other potential climate changes on vegetation. *Environmental Pollution* 83, 223-235.
- Baker, J.T.; Allen Jr., L.H.; Boote, K.J.; Pickering, N.B.** (1997): Rice responses to drought under carbon dioxide enrichment. 1. Growth and yield. *Global Change Biology* 3, 119-128.
- Batts, G.R.; Wheeler, T.R.; Morison, J.I.L.; Ellis, R.H.; Hadley, P.** (1996): Developmental and tillering responses of winter wheat (*Triticum aestivum*) crops to CO₂ and temperature. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 127, 23-35.
- Batts, G.R.; Ellis, R.H.; Morison, J.I.L.; Hadley, P.** (1998): Canopy development and tillering of field-grown crops of two contrasting cultivars of winter wheat (*Triticum aestivum*) in response to CO₂ and temperature. *Annals of Applied Biology* 133, 101-109.
- Bazzaz, F.A.** (1990): The response of natural ecosystems to the rising global CO₂ levels. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21, 167-196.
- Bender, J.; Hertstein, U.; Black, C.R.** (1999): Growth and yield responses of spring wheat to increasing carbon dioxide, ozone and physiological stresses: a statistical analysis of "ESPACE-wheat" results. *European Journal of Agronomy* 10, 185-195.
- Bhattacharya, N.C.; Radin, J.W.; Kimball, B.A.; Mauney, J.R.; Hendrey, G.R.; Nagy, J.; Lewin, K.F.; Ponce, D.C.** (1994): Leaf water relations of cotton in a free-air CO₂-enriched environment. *Agricultural Forest and Meteorology* 70, 171-182.
- Björkman, O.; Powles, S.B.** (1984): Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interaction with light levels. *Planta* 164, 490-504.
- Bowes, G.** (1991): Growth at elevated CO₂: photosynthetic responses mediated through Rubisco. *Plant, Cell and Environment* 14, 795-806.
- Brar, G.S.; Kar, S.; Singh, N.T.** (1990): Photosynthetic response of wheat to soil water deficits in the tropics. *Journal of Agronomy & Crop Science* 164, 343-348.
- Centritto, M.; Jarvis, P.G.** (1999): Long-term effects of elevated carbon dioxide concentration and provenance on four clones of Sitka spruce (*Picea sitchensis*). II. Photosynthetic capacity and nitrogen use efficiency. *Tree Physiology* 19, 807-814.
- Centritto, M.; Magnani, F.; Lee, H.S.; Jarvis, P.G.** (1999): Interactive effects of elevated [CO₂] and drought on cherry (*Prunus avium*) seedlings II. Photosynthetic capacity and water relations. *New Phytologist* 141, 141-153.
- Ceulemans, R.; Shao, B.Y.; Jiang, X.N.; Kalina, J.** (1996): First- and second-year aboveground growth and productivity of two *Populus* hybrids grown at ambient and elevated CO₂. *Tree Physiology* 16, 61-68.

- Chaudhuri, U.N.; Kirkham, M.B.; Kanemasu, E.T.** (1990): Carbon dioxide and water level effects on yield and water use of winter wheat. *Agronomy Journal* 82, 637-641.
- Chen, X.M.; Begonia, G.B.; Alm, D.M.; Hesketh, J.D.** (1993): Responses of soybean leaf photosynthesis to CO₂ and drought. *Photosynthetica* 29, 447-454.
- Ciborowski, P.** (1989): Sources, sinks, trends, and opportunities. In: Abrahamson, D.E. (Hrsg.): *The challenge of global warming*. Island Press, Washington, D.C., Covelo.
- Comstock, J.; Ehleringer, J.** (1984): Photosynthetic responses to slowly decreasing leaf water potentials in *Encelia frutescens*. *Oecologia* 61, 241-248.
- Cure, J.D.; Rufty Jr., T.W.; Israel, D.W.** (1989): Alterations in soybean leaf development and photosynthesis in a CO₂-enriched atmosphere. *Botanical Gazette* 150, 337-345.
- Curtis, P.S.; Wang, X.** (1998): A meta-analysis of elevated CO₂ effects on woody plant mass, form, and physiology. *Oecologia* 113, 299-313.
- Dahlman, R.C.** (1993): CO₂ and plants: revisited. *Vegetatio* 104/105, 339-355.
- DeLucia, E.H.; Sasek, T.W.; Strain, B.R.** (1985): Photosynthetic inhibition after long-term exposure to elevated levels of atmospheric carbon dioxide. *Photosynthesis Research* 7, 175-184.
- Drake, B.G.; Gonzàlez-Meler, M.A.; Long, S.P.** (1997): More efficient plants: A consequence of rising atmospheric CO₂? *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48, 609-639.
- Du Cloux, H.C.; Andre, M.; Daguinet, A.; Massimino, J.** (1987): Wheat response to CO₂ enrichment: Growth and CO₂ exchanges at two plant densities. *Journal of Experimental Botany* 38, 1421-1431.
- Enoch, H.Z.; Zieslin, N.** (1988): Growth and development of plants in response to carbon dioxide concentrations. *Applied Agricultural Research* 3, 248-256.
- Escalona, J.M.; Flexas, J.; Medrano, H.** (1999): Stomatal and non-stomatal limitations of photosynthesis under water stress in field-grown grapevines. *Australian Journal of Plant Physiology* 26, 421-433.
- Ewert, F.; Pleijel, H.** (1999): Phenological development, leaf emergence, tillering and leaf area index, and duration of spring wheat across Europe in response to CO₂ and ozone. *European Journal of Agronomy* 10, 171-184.
- Fangmeier, A.; Stein, W.; Jäger, H.-J.** (1992): Advantages of an open-top chamber plant exposure system to assess the impact of atmospheric trace gases on vegetation. *Angewandte Botanik* 66, 97-105.

- Fangmeier, A.; Grütters, U.; Hertstein, U.; Sandhage-Hofmann, A.; Vermehren, B.; Jäger, H.-J.** (1996a): Effects of elevated CO₂, nitrogen supply and tropospheric ozone on spring wheat. I. Growth and yield. *Environmental Pollution* 91, 381-390.
- Fangmeier, A.; Grütters, U.; Vermehren, B.; Jäger, H.-J.** (1996b): Responses of some cereal cultivars to CO₂ enrichment and tropospheric ozone at different levels of nitrogen supply. *Angewandte Botanik* 70, 12-18.
- Fangmeier, A.; Grütters, U.; Högy, P.; Vermehren, B.; Jäger, H.-J.** (1997): Effects of elevated CO₂, nitrogen supply and tropospheric ozone on spring wheat - II. Nutrients (N, P, K, S, Ca, Mg, Fe, Mn, Zn). *Environmental Pollution* 96, 43-59.
- Fangmeier, A.; Chrost, B.; Högy, P.; Krupinska, K.** (2000): CO₂ enrichment enhances flag leaf senescence in barley due to greater grain nitrogen sink capacity. *Environmental and Experimental Botany* 44, 151-164.
- Farquhar, G.D.; von Caemmerer, S.; Berry, J.A.** (1980): A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation. *Planta* 149, 78-90.
- Farquhar, G.D.; Masle, J.; Hubick, K.; von Caemmerer, S.; Terashima, I.** (1987): Effects of drought, salinity and soil compaction on photosynthesis, transpiration and carbon isotope composition of plants. *Current Topics in Plant Biochemistry and Physiology* 6, 147-155.
- Ferris, R.; Sabatti, M.; Miglietta, F.; Mills, R.F.; Taylor, G.** (2001): Leaf area is stimulated in *Populus* by free air CO₂ enrichment (POPFACE), through increased cell expansion and production. *Plant, Cell and Environment* 24, 305-315.
- Fischbeck, G.; Heyland, K.-U.; Knauer, N.** (1975): *Spezieller Pflanzenbau*. Verlag Eugen Ulmer Stuttgart.
- Flexas, J.; Escalona, J.M.; Medrano, H.** (1998): Down-regulation of photosynthesis by drought under field conditions in grapevine leaves. *Australian Journal of Plant Physiology* 25, 893-900.
- Forseth, I.N.; Ehleringer, J.R.** (1983): Ecophysiology of two solar tracking desert winter annuals III. Gas exchange responses to light, CO₂ and VPD in relation to long-term drought. *Oecologia* 57, 344-351.
- Fredeen, A.L.; Gamon, J.A.; Field, C.B.** (1991): Responses of photosynthesis and carbohydrate-partitioning to limitations in nitrogen and water availability in field-grown sunflower. *Plant, Cell and Environment* 14, 963-970.
- Gales, K.** (1983): Yield variation of wheat and barley in Britain in relation to crop growth and soil conditions - a review. *Journal of the Science of Food and Agriculture* 34, 1085-1104.

- Garbutt, K.; Williams, W.E.; Bazzaz, F.A.** (1990): Analysis of the differential response of five annuals to elevated CO₂ during growth. *Ecology* 71, 1185-1194.
- Gifford, R.M.** (1977): Growth pattern, carbon dioxide exchange and dry weight distribution in wheat growing under differing photosynthetic environments. *Australian Journal of Plant Physiology* 4, 99-110.
- Gifford, R.M.** (1979): Growth and yield of CO₂-enriched wheat under water-limited conditions. *Australian Journal of Plant Physiology* 6, 367-378.
- Gifford, R.M.** (1992): Interaction of carbon dioxide with growth-limiting environmental factors in vegetation productivity: implications for the global carbon cycle. *Advances in Bioclimatology* 1, 24-58.
- Goldschmidt, E.E.; Huber, S.C.** (1992): Regulation of photosynthesis by end-product accumulation in leaves of plants storing starch, sucrose, and hexose sugars. *Plant Physiology* 99, 1443-1448.
- Grant, R.F.; Garcia, R.L.; Pinter, P.J.; Hunsake, D.; Wall, G.W.; Kimball, B.A.; Lamorte, R.L.** (1995): Interaction between atmospheric CO₂ concentration and water deficit on gas exchange and crop growth: testing of ecosys with data from Free Air CO₂ Enrichment (FACE) experiment. *Global Change Biology* 1, 443-454.
- Griffin, K.L.; Tissue, D.T.; Turnbull, M.H.; Whitehead, D.** (2000): The onset of photosynthetic acclimation to elevated CO₂ partial pressure in field-grown *Pinus radiata* D. Don. after 4 years. *Plant, Cell and Environment* 23, 1089-1098.
- Grünzweig, J.M.; Körner, C.** (2000): Growth and reproductive responses to elevated CO₂ in wild cereals of the northern Negev of Israel. *Global Change Biology* 6, 631-638.
- Hamerlynck, E.P.; Huxman, T.E.; Nowak, R.S.; Redar, S.; Loik, M.E.; Jordan, D.N.; Zitzer, S.F.; Coleman, J.S.; Seemann, J.R.; Smith, S.D.** (2000): Photosynthetic responses of *Larrea tridentata* to a step-increase in atmospheric CO₂ at the Nevada Desert FACE Facility. *Journal of Arid Environment* 44, 425-436.
- Harley, P.C.; Sharkey, T.D.** (1991): An improved model of C₃ photosynthesis at high CO₂: reversed O₂ sensitivity explained by a lack of glycerate reentry into the chloroplast. *Photosynthesis Research* 27, 169-178.
- Harley, P.C.; Thomas, R.B.; Reynolds, J.F.; Strain, B.R.** (1992): Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, Cell and Environment* 15, 271-282.
- Havelka, U.D.; Wittenbach, V.A.; Boyle, M.G.** (1984): CO₂-enrichment effects on wheat yield and physiology. *Crop Science* 24, 1163-1168.

- Hay, R.K.M.; Walker, A.J.** (1989): An introduction to the physiology of crop yield. Longman Scientific & Technical, New York.
- Hennessy, K.J.; Gregory, J.M.; Mitchell, J.F.B.** (1997): Changes in daily precipitation under enhanced greenhouse conditions. *Climate Dynamics* 13, 667-680.
- Hocking, P.J.; Meyer, C.P.** (1991): Effects of CO₂ enrichment and nitrogen stress on growth, and partitioning of dry matter and nitrogen in wheat and maize. *Australian Journal of Plant Physiology* 18, 339-356.
- Hogan, K.P.; Whitehead, D.; Kallarackal, J.; Buwalda, J.G.; Meekings, J.; Rogers, G.N.D.** (1996): Photosynthetic activity of leaves of *Pinus radiata* and *Nothofagus fusca* after 1 year of growth at elevated CO₂. *Australian Journal of Plant Physiology* 23, 623-630.
- <http://www.unfccc-int/resource/iuchit/infokger.pdf>
- Huxman, T.E.; Hamerlynck, E.P.; Moore, B.D.; Smith, S.D.; Jordan, D.N.; Zitzer, S.F.; Nowak, R.S.; Coleman, J.S.; Seemann, J.R.** (1998): Photosynthetic down-regulation in *Larrea tridentata* exposed to elevated atmospheric CO₂: interaction with drought under glasshouse and field (FACE) exposure. *Plant, Cell and Environment* 21, 1153-1161.
- Idso, S.B.; Kimball, B.A.; Mauney, J.R.** (1987): Atmospheric carbon dioxide enrichment on cotton midday foliage temperature: Implications for plant water use and crop yield. *Agronomy Journal* 79, 667-672.
- IPCC** (2001): <http://www.ipcc.ch>
- Jolliffe, P.A.; Ehret, D.L.** (1985): Growth of bean plants at elevated CO₂ concentrations. *Canadian Journal of Botany* 63, 2021-2025.
- Kaiser, W.M.; Kaiser, G.; Prachuab, P.K.; Wildman, S.G.; Heber, U.** (1981): Photosynthesis under osmotic stress: inhibition of photosynthesis of intact chloroplasts, protoplasts, and leaf slices at high osmotic potentials. *Planta* 153, 416-422.
- Keeling, C.D.; Whorf, T.P.** (2000): Atmospheric CO₂ records from sites in the SIO air sampling network. In: Trends: A Compendium of Data on Global Change. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee, U.S.A.
- Kicheva, M.I.; Tsonev, T.D.; Popova, L.P.** (1994): Stomatal and nonstomatal limitations to photosynthesis in two wheat cultivars subjected to water stress. *Photosynthetica* 30, 107-116.
- Kimball, B.A.; Mauney, J.R.; Nakayama, F.S.; Idso, S.B.** (1993): Effects of increasing atmospheric CO₂ on vegetation. *Vegetatio* 104/105, 65-75.

- Kimball, B.A.; Pinter Jr., P.J.; Garcia, R.L.; Lamorte, R.L.; Wall, G.W.; Hunsake, D.J.; Wechsung, G.; Wechsung, F.; Kartschall, T.** (1995): Productivity and water use of wheat under free-air CO₂ enrichment. *Global Change Biology* 1, 429-442.
- Körner, C.** (1995): Towards a better experimental basis for upscaling plant responses to elevated CO₂ and climate warming. *Plant, Cell and Environment* 18, 1101-1110.
- Koike, T.; Lei, T.T.; Maximov, T.C.; Tabuchi, R.; Takahashi, K.; Ivanov, B.I.** (1996): Comparison of the photosynthetic capacity of Siberian and Japanese birch seedlings grown in elevated CO₂ and temperature. *Tree Physiology* 16, 381-385.
- Krenzer Jr., E.G.; Moss, D.N.** (1975): Carbon dioxide enrichment effect upon yield and yield components in wheat. *Crop Science* 15, 71-74.
- Kuntze, H.; Roeschmann, G.; Schwerdtfeger, G.** (1988): *Bodenkunde*. 4. Auflage, Verlag Eugen Ulmer Stuttgart.
- Larcher, W.** (1994): *Ökophysiologie der Pflanzen: Leben, Leistung und Streßbewältigung der Pflanzen in ihrer Umwelt*. 5. Auflage, Verlag Eugen Ulmer GmbH & Co, Stuttgart (Hohenheim).
- Lawlor, D.W.; Mitchell, R.A.C.** (1991): The effects of increasing CO₂ on crop photosynthesis and productivity: a review of field studies. *Plant, Cell and Environment* 14, 807-818.
- Lawlor, D.W.; Mitchell, R.A.C.** (2000): Crop ecosystem responses to climatic change: wheat. In: Reddy, K.R.; Hodges, H.F. (Hrsg.): *Climate change and global crop productivity*. CABI Publishing, Oxon, UK, New York, USA.
- Lawlor, D.W.; Upreti, D.C.** (1993): Effects of water stress on photosynthesis of crops and the biochemical mechanism. In: Abrol, Y.P.; Mohanty, P.; Govindjee, W.J.S. (Hrsg.): *Photosynthesis: Photoreactions to Plant Productivity*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London.
- Le Thiec, D.; Dixon, M.** (1996): Acclimation of photosynthesis in *Norway spruce* and *red oak* grown in open-top chambers and subjected to natural drought and to elevated CO₂. *Canadian Journal of Forest Research* 26, 87-94.
- Li, C.; Berninger, F.; Koskela, J.; Sonninen, E.** (2000): Drought responses of *Eucalyptus microtheca* provenances depend on seasonality of rainfall in their place of origin. *Australian Journal of Plant Physiology* 27, 231-238.
- Lieth, J.H.; Reynolds, J.F.; Rogers, H.H.** (1986): Estimation of leaf area of soybeans grown under elevated carbon dioxide levels. *Field Crops Research* 13, 193-203.

- Lockwood, J.G.** (1995): The suppression of evapotranspiration by rising levels of atmospheric CO₂. *Weather* 50, 304-308.
- Long, S.P.** (1991): Modification of the response of photosynthetic productivity to rising temperature by atmospheric CO₂ concentrations: has its importance been underestimated? *Plant, Cell and Environment* 14, 729-739.
- Long, S.P.; Drake, B.G.** (1992): Photosynthetic CO₂ assimilation and rising atmospheric CO₂ concentrations. In: Baker, N.R.; Thomas, H. (Hrsg.): *Crop Photosynthesis: Spatial and temporal determinants*. Elsevier Science Publishers B.V., Amsterdam, London, New York, Tokyo.
- Luo, Y.; Sims, D.A.; Griffin, K.L.** (1998): Nonlinearity of photosynthetic responses to growth in rising atmospheric CO₂: an experimental and modelling study. *Global Change Biology* 4, 173-183.
- Mackay, A.D.; Barber, S.A.** (1985): Soil moisture effects on root growth and phosphorus uptake by corn. *Agronomy Journal* 77, 519-523.
- Makino, A.; Mae, T.** (1999): Photosynthesis and plant growth at elevated levels of CO₂. *Plant and Cell Physiology* 40, 999-1006.
- Mansfield, T.A.; Hetherington, A.M.; Atkinson, C.J.** (1990): Some current aspects of stomatal physiology. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 41, 55-75.
- Matile, P.; Hörtensteiner, S.; Thomas, H.; Kräutler, B.** (1996): Chlorophyll breakdown in senescent leaves. *Plant Physiology* 112, 1403-1409.
- Matthews, M.A.; Boyer, J.S.** (1984): Acclimation of photosynthesis to low leaf water potentials. *Plant Physiology* 74, 161-166.
- McDonald, A.J.S.** (1989): Phenotypic variation in growth rate as affected by N-supply: Ist effect on NAR, LWR and SLA. In: Lambers, H.; Cambridge, M.L.; Konings, H.; Pons, T.L. (Hrsg.): *Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants*. SPB Academic Publishing bv., The Hague, The Netherlands.
- McKee, I.F.; Woodward, F.I.** (1994): CO₂ enrichment responses of wheat: interactions with temperature, nitrate and phosphate. *New Phytologist* 127, 447-453.
- Medina, E.** (1971): Effect of nitrogen supply and light intensity during growth on the photosynthetic capacity and carboxydismutase activity of leaves of *Atriplex patula* ssp. *Hastata*. *Carnegie Institution Washington Yearbook* 70, 551-559.

- Miralles, D.J.; Richards, R.A.; Slafer, G.A.** (2000): Duration of the stem elongation period influences the number of fertile florets in wheat and barley. *Australian Journal of Plant Physiology* 27, 931-940.
- Mitchell, R.A.C.; Mitchell, V.J.; Driscoll, S.P.; Franklin, J.; Lawlor, D.W.** (1993): Effects of increased CO₂ concentration and temperature on growth and yield of winter wheat at two levels of nitrogen application. *Plant, Cell and Environment* 16, 521-529.
- Mitchell, R.A.C.; Lawlor, D.W.; Mitchell, V.J.; Gibbard, C.L.; White, E.M.; Porter, J.R.** (1995): Effects of elevated CO₂ concentration and increased temperature on winter wheat: test of ARCWHEAT1 simulation model. *Plant, Cell and Environment* 18, 736-748.
- Mitchell, R.A.C.; Black, C.R.; Burkart, S.; Burke, J.I.; Donnelly, A.; de Temmermann, L.; Fangmeier, A.; Mulholland, B.J.; Theobald, J.C.; van Oijen, M.** (1999): Photosynthetic responses in spring wheat grown under elevated CO₂ concentrations and stress conditions in the European, multiple-site experiment "ESPACE-wheat". *European Journal of Agronomy* 10, 205-214.
- Mogensen, V.O.; Mortensen, G.; Jensen, C.R.** (1994): Photosynthesis of flag leaves and ears of field grown barley during drought. *European Journal of Agronomy* 3, 111-116.
- Mooney, H.A.; Koch, G.W.** (1994): The impact of rising CO₂ concentrations on the terrestrial biosphere. *Ambio* 23, 74-76.
- Morison, J.I.L.; Gifford, R.M.** (1984): Plant growth and water use with limited water supply in high CO₂ concentrations. I. Leaf area, water use and transpiration. *Australian Journal of Plant Physiology* 11, 361-374.
- Mortensen, L.M.** (1987): Review: CO₂ enrichment in greenhouses. Crop responses. *Scientia Horticulturae* 33, 1-25.
- Mouhouche, B.; Ruget, F.; Delecolle, R.** (1998): Effects of water stress applied at different phenological phases on yield components of dwarf bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agronomie* 18, 197-207.
- Mousseau, M.; Enoch, H.Z.** (1989): Carbon dioxide enrichment reduces shoot growth in sweet chestnut seedlings (*Castanea sativa* Mill.). *Plant, Cell and Environment* 12, 927-934.
- Mulholland, B.J.; Craigan, J.; Black, C.R.; Colls, J.J.; Atherton, J.; Landon, G.** (1997): Effects of elevated carbon dioxide and ozone on the growth and yield of spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Journal of Experimental Botany* 48, 113-122.
- Mulholland, B.J.; Craigan, J.; Black, C.R.; Colls, J.J.; Atherton, J.; Landon, G.** (1998): Effects of elevated CO₂ and O₃ on the rate and duration of grain growth and harvest index in spring wheat (*Triticum aestivum* L.). *Global Change Biology* 4, 627-635.

- Najjar, R.G.; Walker, H.A.; Anderson, P.J.; Barron, E.J.; Bord, R.J.; Gibson, J.R.; Kennedy, V.S.; Knight, C.G.; Megonigal, J.P.; O'Connor, R.E.; Polsky, C.D.; Psuty, N.P.; Richards, B.A.; Sorenson, L.G.; Steele, E.M.; Swanson, R.S.** (2000): The potential impacts of climate change on the mid-Atlantic coastal region. *Climate Research* 14, 219-233.
- Neales, T.F.; Nicholls, A.O.** (1978): Growth responses of young wheat plants to a range of ambient CO₂ levels. *Australian Journal of Plant Physiology* 5, 45-59.
- Nie, G.-Y.; Long, S.P.; Garcia, R.L.; Kimball, B.A.; Lamorte, R.L.; Pinter Jr., P.J.; Wall, G.W.; Webber, A.N.** (1995): Effects of free-air CO₂ enrichment on the development of the photosynthetic apparatus in wheat, as indicated by changes in leaf proteins. *Plant, Cell and Environment* 18, 855-864.
- Noormets, A.; Sôber, A.; Pell, E.J.; Dickson, R.E.; Podila, G.K.; Sôber, J.; Isebrands, J.G.; Karnosky, D.F.** (2001): Stomatal and non-stomatal limitation to photosynthesis in two trembling aspen (*Populus tremuloides* Michx.) clones exposed to elevated CO₂ and/or O₃. *Plant, Cell and Environment* 24, 327-336.
- Norby, R.J.; O'Neill, E.G.; Luxmoore, R.J.** (1986): Effects of atmospheric CO₂ enrichment on the growth and mineral nutrition of *Quercus alba* seedlings in nutrient-poor soil. *Plant Physiology* 82, 83-89.
- Norby, R.J.; Todd, D.E.; Fults, J.; Johnson, D.W.** (2001): Allometric determination of tree growth in a CO₂-enriched sweetgum stand. *New Phytologist* 150, 477-487.
- Nour, A.-E.M.; Weibel, D.E.** (1978): Evaluation of root characteristics in grain sorghum. *Agronomy Journal* 70, 217-218.
- Ommen, O.E.; Donnelly, A.; Vanhoutvin, S.; van Oijen, M.; Manderscheid, R.** (1999): Chlorophyll content of spring wheat flag leaves grown under elevated CO₂ concentrations and other environmental stresses within the "ESPACE-wheat" project. *European Journal of Agronomy* 10, 197-203.
- Parlevliet, J.E.; Van der Zaag, E.; Bakker, J.J.** (1989): 64e Beschrijvende Rassenlijst voor Landbouwgewassen 1989.
- Pearcy, R.W.; Björkman, O.; Caldwell, M.M.; Keeley, J.E.; Monson, R.K.; Strain, B.R.** (1987): Carbon gains by plants in natural environments. *BioScience* 37, 21-29.
- Pell, E.J.; Pearson, N.S.; Vinten-Johansen, C.** (1988): Qualitative and quantitative effects of ozone and/or sulfur dioxide on field-grown potato plants. *Environmental Pollution* 53, 171-186.

- Pettersson, R.; Lee, H.S.J.; Jarvis, P.G.** (1993): The effect of CO₂ concentration on barley. In: Rozema, J.; Lambers, H.; van de Geijn, S.C.; Cambridge, M.L. (Hrsg.): CO₂ and biosphere. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Boston, London.
- Picon, C.; Guehl, J.M.; Aussenac, G.** (1996): Growth dynamics, transpiration and water-use efficiency in *Quercus robur* plants submitted to elevated CO₂ and drought. *Annales des Sciences Forestieres* 53, 431-446.
- Pinter Jr., P.J.; Kimball, B.A.; Garcia, R.L.; Wall, G.W.; Hunsaker, D.J.; Lamorte, R.L.** (1996): Free-Air CO₂ enrichment: Responses of cotton and wheat crops. In: Koch, G.W.; Mooney, H.A. (Hrsg.): Carbon dioxide and terrestrial ecosystems. Academic Press, San Diego, New York, Boston, London, Tokyo, Toronto.
- Pinter Jr., P.J.; Kimball, B.A.; Wall, G.W.; Lamorte, R.L.; Hunsaker, D.J.; Adamsen, F.J.; Frumau, K.F.A.; Vugts, H.F.; Hendrey, G.R.; Lewin, K.F.; Nagy, J.; Johnson, H.B.; Wechsung, F.; Leavitt, S.W.; Thompson, T.L.; Matthias, A.D.; Brooks, T.J.** (2000): Free-air CO₂ enrichment (FACE): blower effects on wheat canopy microclimate and plant development. *Agricultural and forest meteorology* 103, 319-333.
- Poorter, H.** (1993): Interspecific variation in the growth response of plants to an elevated ambient CO₂ concentration. *Vegetatio* 104/105, 77-97.
- Poorter, H.** (1998): Do slow-growing species and nutrient-stressed plants respond relatively strongly to elevated CO₂? *Global Change Biology* 4, 693-697.
- Prior, S.A.; Rogers, H.H.; Runion, G.B.; Mauney, J.R.** (1994): Effects of free-air CO₂ enrichment on cotton root growth. *Agricultural and Forest Meteorology* 70, 69-86.
- Pukhal'skaya, N.V.; Osipova, L.V.** (1999): Drought resistance of wheat plants in an atmosphere enriched with CO₂. *Russian Journal of Plant Physiology* 46, 219-226.
- Reiner, L.; Graser, S.; Heißenhuber, A.; Klasen, M.; Pfefferkorn, S.; Spanakakis, A.; Straß, F.** (1992): Weizen aktuell. 2. Auflage, DLG-Verlag, Frankfurt am Main.
- Rey, A.; Jarvis, P.G.** (1998): Long-term photosynthetic acclimation to increased atmospheric CO₂ concentration in young birch (*Betula pendula*) trees. *Tree Physiology* 18, 441-450.
- Robbins, N.S.; Pharr, D.M.** (1988): Effect of restricted root growth on carbohydrate metabolism and whole plant growth of *Cucumis sativus* L. *Plant Physiology* 87, 409-413.
- Roberntz, P.; Stockfors, J.** (1998): Effects of elevated CO₂ concentration and nutrition on net photosynthesis, stomatal conductance and needle respiration of field-grown Norway spruce trees. *Tree Physiology* 18, 233-241.

- Rogers, H.H.; Bingham, G.E.; Cure, J.D.; Smith, J.M.; Surano, K.A.** (1983): Responses of selected plant species to elevated carbon dioxide in the field. *Journal of Environmental Quality* 12, 569-574.
- Rogers, H.H.; Sionit, N.; Cure, J.D.; Smith, J.M.; Bingham, G.** (1984): Influence of elevated carbon dioxide on water relations of soybeans. *Plant Physiology* 74, 233-238.
- Rogers, H.H.; Cure, J.D.; Smith, J.M.** (1986): Soybean growth and yield response to elevated carbon dioxide. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 16, 113-128.
- Rogers, H.H.; Dahlman, R.C.** (1993): Crop responses to CO₂ enrichment. *Vegetatio* 104/105, 117-131.
- Rogers, H.H.; Runion, G.B.; Krupa, S.V.** (1994): Plant responses to atmospheric CO₂ enrichment with emphasis on roots and the rhizosphere. *Environmental Pollution* 83, 155-189.
- Rowell, D.L.** (1997): *Bodenkunde*. Springer-Verlag Berlin.
- Saeed, M.; Masood, M.T.; Gill, M.B.; Akhtar, M.** (1997): Agro-morphological response of maize to water stress. *Pakistan Journal of Botany* 29, 103-111.
- Sage, R.F.** (1990): A model describing the regulation of ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase, electron transport, and triose phosphate use in response to light intensity and CO₂ in C₃ plants. *Plant Physiology* 94, 1728-1734.
- Sage, R.F.** (1994): Acclimation of photosynthesis to increasing atmospheric CO₂: The gas exchange perspective. *Photosynthesis Research* 39, 351-368.
- Sage, R.F.; Sharkey, T.D.; Seemann, J.R.** (1989): Acclimation of photosynthesis to elevated CO₂ in five C₃ species. *Plant Physiology* 89, 590-596.
- Sage, R.F.; Sharkey, T.D.; Seemann, J.R.** (1990): Regulation of Ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase activity in response to light intensity and CO₂ in the C₃ annuals *Chenopodium album* L. and *Phaseolus vulgaris* L.. *Plant Physiology* 94, 1735-1742.
- Sage, R.F.; Reid, C.D.** (1994): Photosynthetic response mechanisms to environmental change in C₃ plants. In: Wilkinson, R.E. (Hrsg.): *Plant-Environment Interactions*. Marcel Dekker, Inc., New York, Basel, Hong Kong.
- Sairam, R.K.; Deshmukh, P.S.; Shukla, D.S.; Ram, S.** (1990): Metabolic activity and grain yield under moisture stress in wheat genotypes. *Indian Journal of Plant Physiology* 33, 226-231.
- Sairam, R.K.; Shukla, D.S.; Saxena, D.C.** (1997/98): Stress induced injury and antioxidant enzymes in relation to drought tolerance in wheat genotypes. *Biologia Plantarum* 40, 357-364.
- Schneider, S.H.** (1989): *Global warming - Are we entering the greenhouse century?* The Lutterworth Press, Cambridge.

- Sharkey, T.D.** (1985): Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: physics, physiology and rate limitations. *The Botanical Review* 51, 53-105.
- Sharkey, T.D.** (1988): Estimating the rate of photorespiration in leaves. *Physiologia Plantarum* 73, 147-152.
- Sharma-Natu, P.; Khan, F.A.; Ghildiyal, M.C.** (1997): Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ in wheat cultivars. *Photosynthetica* 34, 537-543.
- Siddique, M.R.B.; Hamid, A.; Islam, M.S.** (1999): Drought stress effects on photosynthetic rate and leaf gas exchange of wheat. *Botanical Bulletin of Academia Sinica* 40, 141-145.
- Sionit, N.; Hellmers, H.; Strain, B.R.** (1980): Growth and yield of wheat under CO₂ enrichment and water stress. *Crop Science* 20, 687-690.
- Sionit, N.; Mortensen, D.A.; Strain, B.R.; Hellmers, H.** (1981a): Growth response of wheat to CO₂ enrichment and different levels of mineral nutrition. *Agronomy Journal* 73, 1023-1027.
- Sionit, N.; Strain, B.R.; Hellmers, H.** (1981b): Effects of different concentrations of atmospheric CO₂ on growth and yield components of wheat. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* 79, 335-339.
- Slafer, G.A.; Rawson, H.M.** (1997): CO₂ effects on phasic development, leaf number and rate of appearance in wheat. *Annals of Botany* 79, 75-81.
- Sneep, J.; Van der Zaag, E.; Vos, H.** (1983): 58e Beschrijvende Rassenlijst voor Landbouwgewassen 1983.
- Stitt, M.** (1991): Rising CO₂ levels and their potential significance for carbon flow in photosynthetic cells. *Plant, Cell and Environment* 14, 741-762.
- Thomas, J.F.; Harvey, C.N.** (1983): Leaf anatomy of four species grown under continuous CO₂ enrichment. *Botanical Gazette* 144, 303-309.
- Tolley, L.C.; Strain, B.R.** (1985): Effects of CO₂ enrichment and water stress on gas exchange of *Liquidambar styraciflua* and *Pinus taeda* seedlings grown under different irradiance levels. *Oecologia* 65, 166-172.
- Topp, G.C.; Davis, J.L.; Annan, A.P.** (1980): Electromagnetic determination of soil water content: Measurements in coaxial transmission lines. *Water Resources Research* 16, 574-582.
- Topp, G.C.; Davis, J.L.** (1985): Measurement of soil water content using Time-domain Reflectometry (TDR): A field evaluation. *Soil Science Society of America Journal* 49, 19-24.
- Tottman, D.R.; Broad, H.** (1987): The decimal code for the growth stages of cereals, with illustrations. *Annals of Applied Biology* 110, 441-454.

- Turnbull, M.H.; Tissue, D.T.; Griffin, K.L.; Rogers, G.N.D.; Whitehead, D.** (1998): Photosynthetic acclimation to long-term exposure to elevated CO₂ concentration in *Pinus radiata* D. Don. is related to age of needles. *Plant, Cell and Environment* 21, 1019-1028.
- Tyree, M.T.; Alexander, J.D.** (1993): Plant water relations and the effects of elevated CO₂: a review and suggestions for future research. *Vegetatio* 104/105, 47-62.
- Van Oijen, M.; Schapendonk, A.H.C.M.; Jansen, M.J.H.; Pot, C.S.; van Kleef, J.; Goudriaan, J.** (1998): Effects of elevated CO₂ on development and morphology of spring wheat grown in cooled and non-cooled open-top chambers. *Australian Journal of Plant Physiology* 25, 617-626.
- Von Caemmerer, S.; Farquhar, G.D.** (1981): Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153, 376-387.
- Von Caemmerer, S.; Farquhar, G.D.** (1984): Effects of partial defoliation, changes of irradiance during growth, short-term water stress and growth at enhanced p(CO₂) on the photosynthetic capacity of *Phaseolus vulgaris* L. *Planta* 160, 320-329.
- Ward, J.K.; Strain, B.R.** (1999): Elevated CO₂ studies: past, present and future. *Tree Physiology* 19, 211-220.
- Weigel, H.J.; Manderscheid, R.; Jäger, H.-J.; Mejer, G.-J.** (1994): Effects of season-long CO₂ enrichment on cereals. I. Growth performance and yield. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 48, 231-240.
- Wetherald, R.T.; Manabe, S.** (1999): Detectability of summer dryness caused by greenhouse warming. *Climatic Change* 43, 495-511.
- Wise, R.R.; Frederick, J.R.; Alm, D.M.; Kramer, D.M.; Hesketh, J.D.; Crofts, A.R.; Ort, D.R.** (1990): Investigation of the limitations to photosynthesis induced by leaf water deficit in field-grown sunflower (*Helianthus annuus* L.). *Plant, Cell and Environment* 13, 923-931.
- Wong, S.C.** (1990): Elevated atmospheric partial pressure of CO₂ and plant growth. II. Non-structural carbohydrate content in cotton and its effect on growth parameters. *Photosynthesis Research* 23, 171-180.
- Woodwell, G.M.; MacKenzie, F.T.; Houghton, R.A.; Apps, M.; Gorham, E.; Davidson, E.** (1998): Biotic feedbacks in the warming of the earth. *Climatic Change* 40, 495-518.
- Wuebbles, D.J.; Jain, A.; Edmonds, J.; Harvey, D.; Hayhoe, K.** (1999): Global change: state of the science. *Environmental Pollution* 100, 57-86.
- Yordanov, I.; Velikova, V.; Tsonev, T.** (2000): Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. *Photosynthetica* 38, 171-186.

Ziska, L.H.; Drake, B.G.; Chamberlain, S. (1990): Long-term photosynthetic response in single leaves of a C₃ and C₄ salt marsh species grown at elevated atmospheric CO₂ in situ. *Oecologia* 83, 469-472.

Danksagung

Herrn Professor Dr. Dr.h.c. H.-J. Jäger möchte ich ganz herzlich für die Bereitstellung des Arbeitsplatzes danken. Außerdem dafür, daß mir alle benötigten Gerätschaften zur Verfügung gestellt wurden.

Ein ganz besonderer Dank gilt Herrn Professor Andreas Fangmeier, der mich stets unterstützt hat und mir mit seiner Diskussionsbereitschaft wertvolle Hilfe zukommen ließ. Ihm habe ich manchen Denkanstoß zu verdanken.

Ganz herzlicher Dank gebührt auch Herrn Jürgen Franz, Herrn Gerhard Mayer, Herrn Jochen Senkbeil sowie Herrn Wolfgang Stein, ohne deren Arbeit der reibungslose Betrieb der Open-Top-Anlage nicht möglich gewesen wäre.

Herzlichen Dank meinen Kolleginnen Frau Dipl. Biol. Ulrike Briede, Frau Dipl. Biol. Petra Högy und Frau Dr. Ursula Sittig für die wertvollen fachlichen und privaten Gespräche, die Hilfe bei den Versuchen und das immer fröhliche Betriebsklima, welches mir sehr wichtig ist.

Allen Mitarbeiterinnen und Mitarbeitern des Instituts für Pflanzenökologie möchte ich für die Unterstützung und gute Zusammenarbeit danken.

Meinen Eltern danke ich ganz herzlich für die stete Unterstützung während meines Studiums und der Doktorandenzeit.

Meiner Frau Linda Neumann und meiner Tochter Cara Neumann danke ich dafür, daß sie immer für mich da waren.